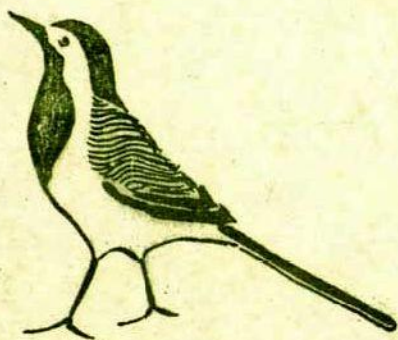
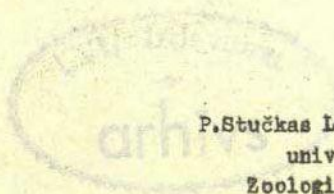


ДИНАМИКА
ПОПУЛЯЦИЙ
И ПОВЕДЕНИЕ
ПОЗВОНОЧНЫХ
ЖИВОТНЫХ
ЛАТВИЙСКОЙ ССР



Latvian State University
P. Stučka
Zoological Museum



P. Stučka Latvian State University
Zoological Museum

Latvijas PSR Augstākās un vidējās speciālās
izglītības ministrija
Ar Darba Sarkanā Karoga ordeni apbalvotā
Pēteru Stučkas Latvijas Valsts universitāte
Bioloģijas fakultāte
Zooloģijas un ģenētikas katedra
Zooloģijas muzejs

LATVIJAS PSR MUGURKAULNIEKU UZVEDĪBA
UN POPULĀCIJU DINAMIKA

Starpresoru zinātnisko darbu krājums

P. Stučkas Latvijas Valsts universitāte
Rīga 1979

Министерство высшего и среднего специального образования
Латвийской ССР
Латвийский ордена Трудового Красного Знамени
государственный университет имени Петра Стучки
Биологический факультет
Кафедра зоологии и генетики
Зоологический музей

ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ И ПОВЕДЕНИЕ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ
ЛАТВИЙСКОЙ ССР

Межведомственный сборник научных трудов



Латвийский государственный университет им. П.Стучки
Рига 1979

УДК 591.526:591.51:596

В сборнике "Динамика популяций и поведение позвоночных животных Латвийской ССР" опубликованы статьи, посвященные экологическому и этологическому изучению процессов, протекающих в популяциях животных Латвии в сравнении с другими регионами Советского Союза.

Данный тематический сборник является продолжением периодического издания "Zoologijas muzeja raksti", последний номер (15) которого вышел в свет в 1976 году.

Сборник предусматривается для зоологов и специалистов других направлений, интересующихся данной тематикой, а также для студентов биологических вузов.

В составлении сборника принимали участие сотрудники Музея зоологии ЛГУ им. П.Стучки, Музея природы, Ленинградского и Петровзаводского университетов, института биологии АН ЛатвССР и Карельского филиала АН СССР.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

Я.Я.Дусис (ответственный редактор),
Р.М.Эглите, Н.А.Слока

Печатается по решению редакционно-издательского совета
ЛГУ им.П.Стучки от 26 января 1979 года

Д 21003-014y 94-79
М 812(II)-79

© Латвийский государственный
университет им.П.Стучки, 1979

Rakstu krājumā "Latvijas PSR mugurkaulnieku uzvedība un populāciju dinamika" publicētie raksti veltīti Latvijas dzīvnieku populāciju ekoloģiskai un etoloģiskai procesu izpētei salīdzinājumā ar citiem PSRS reģioniem. Tajā ir iekļauti pētījumu rezultāti par dažādām mugurkaulnieku sistemātiskām grupām. Sevišķa uzmanība veltīta jaūtājumiem, kas saistīti ar sugas struktūras un tās uzturošo mehānismu izpēti, PSRS Eiropas daļas putnu nakts migrācijas pētījumiem un mikroevolūcijas problēmu.

Tematiskais rakstu krājums ir periodiskā izdevuma "Zooloģijas muzeja raksti" turpinājums, kura pēdējais 15. numurs tika izdots 1976. gadā.

Krājums paredzēts zoologiem un citu nozaru speciālistiem, kuri interesējas par attiecīgo tematiku, kā arī Bioloģijas fakultāšu studentiem.

Rakstu krājuma sastādīšanā ir piedalījušies P. Stučkas LVU Zooloģijas muzeja, LPSR ZA Bioloģijas institūta, LPSR Valsts Dabas muzeja, Ļeņingradas un Petrozavodskas universitāšu un PSRS ZA Karēlijas filiāles darbinieki.

ДИВЕРГЕНЦИЯ ПОЛОВОГО ПОВЕДЕНИЯ
НА ПРИМЕРЕ ДВУХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ
РОДА *PUNGITIUS COSTE*

Гомельск В.Е.

Музей зоологии ЛГУ им. П.Стучки

Задачей настоящего исследования являлось сравнение процессов нереста у двух видов колюшек — девятиглай *Pungitius pungitius* /Linne// и малой южной колюшки *P. platygaster* /Kessler//, установление сходства и различия в поведении и выяснение того, способствовала ли относительно долгая географическая изоляция, возникшая, как полагает Мюнцинг /Münzing, 1969/, порядка одного миллиона лет назад, в плейстоцене возникновению докопуляционных изолирующих механизмов /Майр, 1968/, выражающихся в несходстве полового поведения. Проведение опытов по скрещиванию в сочетании со сравнением поведения являлись центральными задачами исследования.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В экспериментах участвовало 24 самца и 35 самок девятиглай колюшки, отловленных в устье реки Лиелупе /Балтийское море, Рижский залив/, с которыми было проведено 35 нерестов, а так же 15 самцов и 32 самки малой южной колюшки, которые были отловлены в Сухом лимане /Чёрное море, окрестности г. Одессы/, с участием которых проведено 28 нерестов.

Выловленные на естественных нерестилищах рыбы помещались в 200-литровые аквариумы. В качестве корма предлагался мотыль и дафнии. Начавших приобретать брачную окраску самцов отсаживали по одной особи в аквариумы размером

49 x 25 x 30 см, снабжая укореняющимися растениями - вал-лиснерией, рдестом или роголистником / субстратом для гнезда / и нитчаткой / материалом для постройки /. После сооружения самцом гнезда к нему подсаживали готовую к нересту самку, наблюдая затем за нерестом. Последовательность отдельных поведенческих элементов фиксировалась путём записи на магнитофонную ленту. Кроме того, производилась кино- и фотосъёмка поведения. Наблюдение велось до завершения нереста - откладки самкой икры и оплодотворения её самцом.

Для построения этотрамм полового поведения использовались только успешные / окончившиеся откладкой и оплодотворением икры / нересты. Статистическая обработка материала заключалась в установлении достоверности различий по частоте присутствия того или иного поведенческого элемента в репертуаре каждой из исследованных форм.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

П о в е д е н и е с а м ц о в п р и п о с т р о й к е г н е з д а

Время, которое требовалось самцам обеих форм для того, чтобы построить гнездо, колебалось от нескольких часов до нескольких суток. Встречались особи, которые так и не построили гнёзд и в экспериментах не участвовали.

Гнёзда обеих форм представляли собой веретенообразные муфты более или менее правильной формы длиной от 3 до 10 см и толщиной от 2-х до 3-х см, свитые из нитчатки по спирали вдоль длинной оси постройки и склеенной клейкими выделениями самцов. В подавляющем большинстве случаев постройки имели сквозной тоннель диаметром от 0,5 до 1,0 см, причём входное отверстие было несколько более широким. У девятиугольной колюшки тоннель в ряде случаев заканчивался слепо.

Располагались гнёзда самцами на стеблях растений на высоте порядка 1 - 10 см от поверхности грунта. Существенной разницы в постройках обеих форм не обнаружено, отметим лишь, что гнёзда малой колюшки несколько более вытянуты вверх, причём их верхняя часть заметно уже нижней.

Гнездостроительное поведение самцов обеих форм фактически не различалось и было тождественным с аналогичным процессом у рыб, изучавшихся Моррисом /Morris, 1958/.

В отличие от трёхиглой колюшки ни девятииглая, ни малая южная колюшка не использовали в качестве материала для постройки отмершие части растений. Применялся лишь живой, вегетирующий материал. Начавшие разлагаться частицы немедленно удалялись из гнезда, даже если это было связано с сильным повреждением или разрушением всей постройки.

Нерестовое поведение

Особь, закончившая постройку гнёзд приобретали устойчивый брачный наряд, усиливавшийся с появлением на гнездовых участках самок. Общий фон окраски был одинаковым у обеих форм, differing в оттенках. Если у девятииглой колюшки ими были сочетания металлически-зеленоватого и угольно-чёрного тонов, то у малой южной — буровато-чёрного. В перерывах между нерестами самцы последней формы могли приобретать буровато-розовую окраску. В моменты же высшего возбуждения тон окраски практически не отличается.

Своеобразны также отличия в окраске грудных колючек — ориентиров для самки в процессе ведения её к гнезду самцом /Morris, 1958; McKenzie, Keenleyside, 1970/. Если у самцов девятииглой колюшки в синевато-белый тон окрашена вся поверхность колючки, то у малой южной такую окраску имеет лишь внутренняя /обычно прижатая к телу и незаметная/ сторона колючки. Передняя /внешняя/ сторона грудной колючки окрашена у этой формы чёрным цветом.

Имеются различия и в брачном наряде самок — как особи девятииглой колюшки, так и самки малой южной окрашены в оттенки зеленовато-жёлтого цвета, причём верхнюю часть тела покрывают пятна и полосы более тёмного цвета. Однако у самок девятииглой колюшки они не опускаются ниже боковой линии, а на задней части брюшка обычно имеется серебристое "зеркальце". У самок малой южной колюшки камуфлирующие пятна и полосы опускаются значительно ниже боковой линии и опоясывают всё тело рыбы, сходясь на брюшке, "зеркальце"

отсутствует.

В связи с тем, что поведение самок всех видов колюшек при нересте тождественно /Гомельск, 1976/, мы ограничились описанием поведения самцов.

А/ поведение при нересте самцов девятииглой колюшки

1. "Зигзагообразный танец" - это серия скачков самца при положении тела под углом около 60° к горизонту, головой вниз. Скачки совершаются галсами, то вправо, то влево, одновременно с продвижением вперед. Перед каждым новым перемещением наблюдается очень короткая остановка и разворот головой в сторону следующего броска. Полностью разворачивается самец в момент самого скачка, угол разворота - около 90° . При каждом перемещении рыба покрывает расстояние от 5 до 8 см, траектория, по которой он перемещается, приподнимается над линией направления движения на 3-5 см. За 1 сек совершается от 2-х до 3-х скачков. Грудные колючки приподняты, так же как и спинные. Движение вначале направлено по незамкнутой петле вокруг самки, затем в сторону гнезда /рис. 1, а/.

2. "Твистинг" - совершается в ситуации, когда самка, начавшая следовать за самцом к гнезду, вдруг останавливалась. Этот элемент поведения представляет собой быстрое S-образные изгибания тела то вправо, то влево, совершаемые на месте. Иногда наблюдаются развороты вдоль длинной оси тела на угол от 15° до 30° . Грудные и спинные колючки при этом оттопырены. "Твистинг" продолжается до тех пор, пока самка либо приблизится к самцу, либо уплывёт от него далеко в сторону /рис. 1, б/.

3. "Ведение самки" - если после "танца" самка последовала за самцом, то латеральный компонент /броски вбок/ уменьшается, и "танец" превращается в "ведение". Траектория скачков становится более пологой, протяжённость перемещений сокращается до 2 - 3-х см, каждый следующий скачок начинается не раньше, чем отставшая самка приблизится и коснётся кончиком рыла оснований грудных колючек самца. Особенно это характерно при нересте в густых зарослях растений. Самец при "ведении" не удаляется от самки /рис. 1, в/.

4. "Показ входа в гнездо" - подведя самку к отверстию входа в гнездо, самец засовывает в него кончик рыла и сразу же отодвигается назад. В некоторых случаях это повторяется по нескольку раз - до тех пор, пока самка не займёт положения точно под самцом, головой в сторону входа в гнездо /рис. I, г/.

5. "Вентиляция гнезда" - наступает сразу же после "показа входа". Самец при этом располагается параллельно оси гнезда и несколько опускается вниз. После этого он начинает веерообразными движениями грудных плавников обмахивать отверстие входа в гнездо, прогоняя воду сквозь гнездовой тоннель. Именно в это время самка, двигаясь резкими толчками, проникает в гнездо /рис. I, д/.

6. "Подталкивание входящей самки" - когда самка начинает проникать в гнездовой тоннель, самец, опустившись ещё ниже, резко толкает её кончиком рыла, вклиниваясь при этом в пространство между сводом тоннеля и боком самки. При вклинивании самец слегка переворачивается набок /рис. I, ж/.

7. "Стимуляция вымета самкой икры" - начинается немедленно после того как самка прекращает продвижение по тоннелю, независимо от того, полностью или неполностью она проникла в гнездо. При стимуляции самец касается кончиком рыла, нижней или боковой поверхностями головы латеральной части хвостового стебля самки. При этом он вибрирует всем телом с высокой частотой и малой амплитудой; скользая вперёд то с правого бока самки, то с левого. Стимуляция длится весь период нахождения самки в гнезде /рис. I, з/.

8. "Оплодотворение икры" - самец, вслед за выметавшей икру самкой, проникает в гнездо и, перевернувшись в нём несколько раз с боку на бок / что, возможно, имеет целью равномерное распределение спермы по поверхности свежей кладки/, покидает гнездо /рис. I, е/.

Б/ поведение при нересте самцов малой южной колюшки

1. "Зигзагообразный танец" - это серия коротких, около 2-х см длиной скачков самца по замкнутой петле вокруг

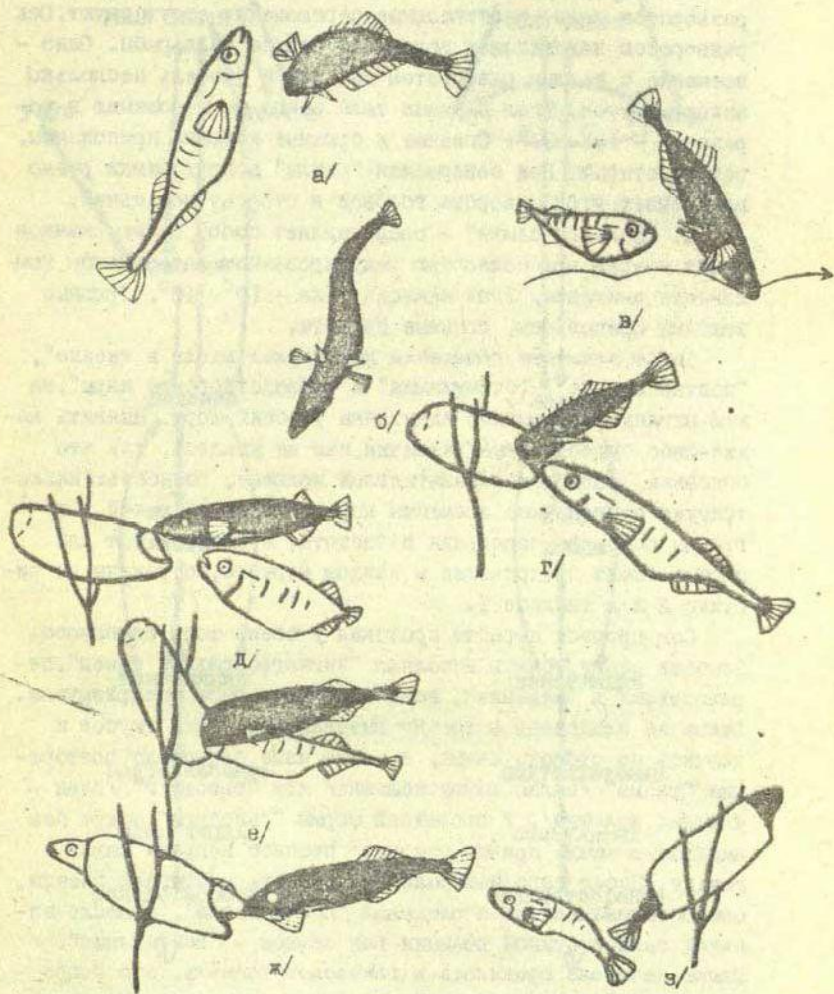


Рис. I. Половое поведение девятииглой колюшки

самки. Латеральный компонент движения выражен лишь в виде разворотов тела, вертикальные перемещения отсутствуют. Ось разворотов находится у головного отдела тела рыбы. Одновременно с каждым разворотом хвостовая стебель несколько вздвигается. Угол наклона тела самца по отношению к горизонту - 15° - 30° . Спинные и брюшные колючки приподняты, рот приоткрыт. При совершении "петли" вокруг самки резко возрастает угол поворота головой в сторону последней.

2. "Ведение самки" - представляет собой серию скачков самца вперёд при полностью редуцированном латеральном компоненте движения. Угол наклона тела - 10° - 15° , брюшные колючки приподняты, спинные прижаты.

Такие элементы поведения как "показ входа в гнездо", "подталкивание", "стимуляция" и "оплодотворение икры", на наш взгляд, совершенно идентичны у обеих форм. Выявить какие-либо существенные различия нам не удалось, так что описание, касающееся девятиугольной колючки, полностью иллюстрирует аналогичные элементы поведения малой южной. Это - граммы полового поведения и частота, с которой тот или иной элемент представлен в каждом нересте, отражены на рисунке 2 и в таблице I.

Сам процесс нереста протекал у обеих форм одинаково. Заметив самку, самец исполнял "зигзагообразный танец", переходивший в "ведение", если последняя была восприимчива. Отказ её следовать к гнезду вызывал появление укусов и толчков со стороны самца, а затем чаще следовало повторение "танца" /малая южная колючка/ или "твистинг" /девятиугольная колючка/. У последней формы "твистинг" часто без видимых внешних причин прерывал процесс ведения самки к гнезду. После того как половые партнеры достигали гнезда, они останавливались и следовал "показ входа", а после занятия самкой нужной позиции под самцом - "вентиляция". Самка начинала проникать в гнездовой тоннель, это сопровождалось "подталкиванием" её со стороны самца. Далее следовала "стимуляция". Выход самки из гнезда побуждал самца проникнуть в последнее и оплодотворить отложенную икру. Отказ самки совершить какое-либо из описанных движений заставлял самца вернуться к ранним стадиям процесса ухаживания.

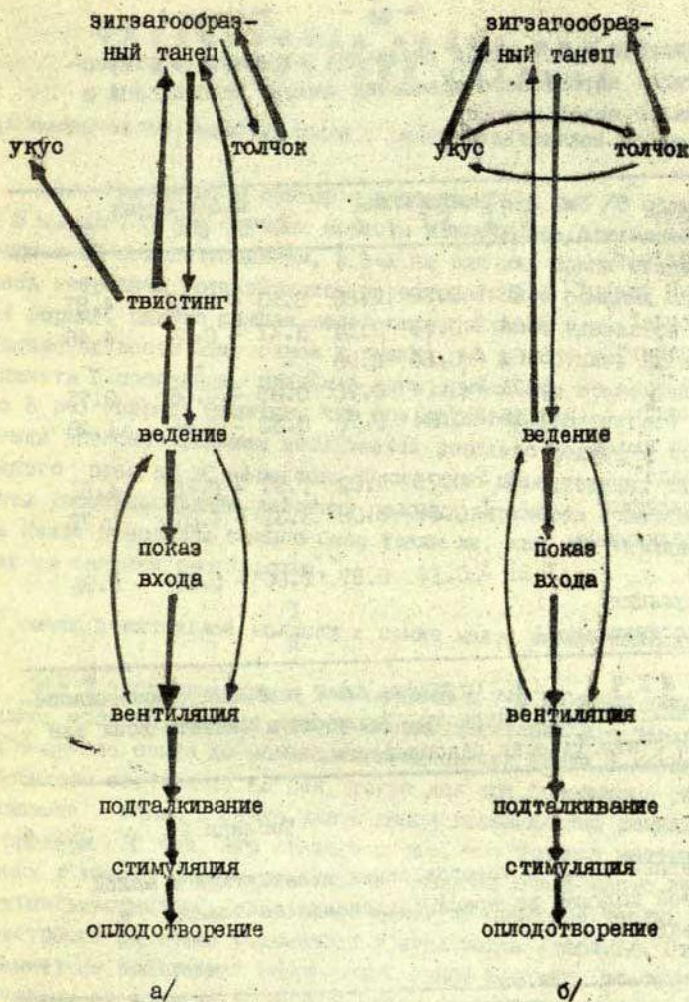


Рис. 2. Этограммы полового поведения самцов девятиг-
лой / а / и малой бжной / б / коллшек

Таблица I

Частота присутствия различных элементов в стереотипах нерестового поведения самок девятииглой и малой кжной колюшек

элемент	девятииглая		♂	малая кжная		♀
	\bar{x}	$\pm S\bar{x}$		\bar{x}	$\pm S\bar{x}$	
"зигзагообразный танец"	3.03	± 0.59	2.80	3.93	± 0.92	4.91
"ведение"	3.64	± 0.59	3.14	3.41	± 0.64	4.46
"твистинг"	3.64	± 0.56	2.99	-	-	-
"укус"	0.21	± 0.14	0.78	0.35	± 0.06	0.75
"толчок"	0.35	± 0.04	0.70	0.30	± 0.24	1.28
"показ входа в гнездо"	3.64	± 0.75	4.02	1.97	± 0.85	4.51
"вентиляция"	3.14	± 0.58	3.08	3.31	± 1.07	5.71
"подталкивание самки"	1.21	± 0.16	0.87	1.00	± 0.10	0.96
"стимуляция"	I			I		
"оплодотворение"	I			I		

П Р И М Е Ч А Н И Е. Отражены лишь успешные, закончившиеся откладкой икры, нересты. Различия в частоте всех элементов статистически недостоверны.

Таблица 2

Среднее число остановок самок девятииглой и малой кжной колюшек во время следования за самцом к гнезду

форма	число нерестов	среднее число остановок
малая кжная	22	0.54
девятииглая	22	2.31

Скрещивание малой южной и
девятиглой колюшек

А/ самец малой южной колюшки x самка девятиглой колюшки

Было проведено 8 опытов с участием 16-и рыб /8 самцов и 8 самок/. В 5-и случаях нерест закончился откладкой икры и её оплодотворением, в 3-х же случаях самки оказались незрелыми /отказывались нерестовать и с самцами своей формы/. Однако самцам малой южной колюшки удавалось не только подвести этих самок к гнезду, но и побудить их проникнуть в последнее, причём в двух опытах это происходило по 8 раз подряд. Отметим, что при нерестах девятиглой колюшки подобный феномен наблюдается довольно редко, не чаще одного раза на 50 нерестов. Каких-либо существенных случаев рассогласования действий половых партнёров отмечено не было. Поведение самцов было таким же, как при ухаживании за самками своей формы.

Б/ самец девятиглой колюшки x самка малой южной колюшки

Все 7 экспериментов с 5-ю самцами и 7-ю самками закончились успешно. Однако нерест слегка затягивался - так, время с начала опыта до момента проникновения самки в гнездо в среднем составляло 68 сек, тогда как при гомогамных спариваниях /самец и самка малой южной колюшки/ оно равнялось в среднем 10 сек. Это связано с тем, что процесс ведения самки к гнезду самцом девятиглой колюшки очень часто прерывается "твистингом", являющимся одной из наиболее частых демонстраций во время ухаживания у этой формы /табл. I/. Этот элемент не привлекает самок малой южной колюшки, поэтому начавшая следование за самцом после "зигзагообразного танца" особь при "твистинге" останавливалась и заставить её продолжить движение могли лишь повторение "танца" или "ведения". Однако самец девятиглой колюшки в этой ситуации склонен вновь и вновь повторять "твистинг".

Полученная в результате скрещиваний гибридная икра нормально развивалась и из неё выклёвывались жизнеспособные личинки. Гибели икры и выклева уродливых личинок мы не отмечали. Молодь проявляла ряд признаков гетерозиса - ускоренный рост, быстрое развитие. К сожалению, потомство от скрещиваний самцов девятииглой колюшки с самками малой ижной колюшки, содержащееся в отдельном аквариуме в возрасте 3-х недель было уничтожено клопами *Corixa*, случайно попавшими в аквариум вместе с кормом. Потомство самцов малой ижной колюшки и самок девятииглой успешно достигло стадии малька, обогнав в росте молодь ижной колюшки, после чего было выпущено в экспериментальный водоём.

Родительское поведение

После выклева из икры личинок последние переносятся самцами в заранее построенные "колыбельки" /рыхло свитые клубки водорослей/, располагающиеся над гнёздами у поверхности воды. Некоторое время самцы возвращают в "колыбельки" выпавших или выплывших личинок, в дальнейшем их забота сводится к охране, перешедшей к активному плаванью молоди. Ввиду того, что мы не обнаружили существенных различий в поведении изучавшихся нами рыб с уже имеющимся в литературе подробным описанием данного процесса у девятииглой колюшки, сделанным Моррисом /Morris . 1958/, здесь приводится столь краткая характеристика данной формы активности.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Наблюдения за протеканием нереста и результаты опытов по скрещиванию показали, что половое поведение девятииглой и малой ижной колюшек очень сходно. Это касается как "рисунка" отдельных демонстраций, так и общей последовательности поведения обеих форм. Различия между отдельными элементами имеют скорее количественный, а не качественный характер. Даже наиболее несходная демонстрация - "зигзагообразный танец" различается лишь по степени выражен-

ности составляющих её компонентов у обеих форм. Наиболее хорошо подтверждают это результаты опытов по скрещиванию - "танец" привлекал к самцам самок другой формы и воспринимался ими как вполне адекватный раздражитель.

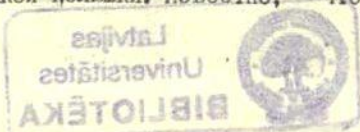
У малой южной колюшки в нерестовом поведении отсутствует "твистинг". Однако можно легко показать, каким образом и почему произошло это обеднение репертуара поведения. Размножение девятииглой колюшки протекает в мелководных, заросших водорослями участках водоёмов, в условиях ограниченной видимости / Coste, по Берг, 1949; Сабанеев, 1960; Никольский, 1971/. Скрываясь в водорослях в критический период жизни эти колюшки компенсируют изменением поведения относительно слабо развитый аппарат колючек / Hoogland, Morris, Tinbergen, 1957; Тинберген, 1969/. Моррис высказал предположение о том, что именно эта особенность экологии - нерест в условиях ограниченной видимости и наложила отпечаток на характер ухаживания у девятииглой колюшки / Morris, 1958/. Более медленное ведение самки к гнезду, сопровождающееся тактильным контактом, отсутствие "смещённой" гнездостроительной активности в нерестовом поведении - все эти особенности направлены на снижение возможности разобщения половых партнёров и потери ими друг друга в зарослях. "Зигзагообразный танец", представляющий собой серию резких скачков угольно-чёрной, с синевато-белыми колючками рыбы, хорошо заметен и в зарослях. Эти движения привлекают к самцу и не вполне готовых к нересту самок, а зрелые приплывают подчас со значительного расстояния / до двух метров/. Однако выполнение "танца" связано со значительными передвижениями самца и повторение этого элемента поведения в случае остановки начавшей следовать самки может привести к тому, что последняя отстанет и потеряет своего партнёра в зарослях / что иногда и наблюдается/. "Твистинг" позволяет избежать этого, поскольку при выполнении его самец не перемещается. Кроме того, являясь недостаточно сильным стимулом для незрелых самок этот элемент играет роль своего рода "фильтра", отсеивающего не готовых к нересту особей - при демонстрации "твистинга" они теряют в самцу всякий интерес. Редукция репертуара полового поведения малой южной колюшки, так же не



рестящейся в условиях ограниченной видимости может быть связана с особенностями "зигзагообразного танца" у этой формы - меньшим расстоянием, на которое перемещается самец за один скачок, меньшим числом последних, а так же самим характером "танца", во время которого самец движется вокруг самки и не удаляется от неё так далеко как самец девятииглой колюшки. При подобной ситуации отсутствует необходимость в специальном элементе, побуждающем самку продолжить движение к гнезду после остановки. Необходимо отметить, что "твистинг" отсутствует в репертуаре поведения английских колюшек - так, Моррис этот элемент полового поведения не выделяет и даже не упоминает о подобных движениях /Morris, 1958/. Если это так, то "твистинг" у девятииглой колюшки из озера Гурон /Канада/ возник вторично и независимо от европейских рыб /McKenzie, Keenleyside, 1970/.

Наиболее бросающимся в глаза наблюдателю различием в поведении девятииглой и малой южной колюшек является снижение внешне воспринимаемой демонстративности, броскости движений самцов последней формы при привлечении самок и в процессе ведения их к гнезду. Часто подобное явление связывают с отсутствием контакта с близкой формой и прекращением отбора на эффективность этологической изоляции /Майр, 1968; Хайнд, 1975/. Однако в данном случае ситуация совершенно иная.

Как показывают наши наблюдения за нерестом, самки малой южной колюшки сравнительно более возбудимы, чем самки девятииглой. Так, из таблицы 2 следует, что порог реакции следования за самцом к гнезду у малой южной колюшки значительно ниже, чем у девятииглой. Однако вывод о том, что снижение демонстративности и заметности поведения самцов компенсируется лишь повышением восприимчивости самок малой южной колюшки был бы неверным. Результаты опытов по скрещиванию показывают, что "зигзагообразный танец" самцов малой южной колюшки хорошо привлекает и самок девятииглой, так что говорить о снижении демонстративности и броскости этого элемента можно лишь в смысле восприятия его наблюдателем, а не самкой колюшки. Известно, что в тех случаях, когда



снижение демонстративности движений действительно имеет место, оно обычно сопровождается усилением иных признаков /окраска, песни, брачные крики, запаховая сигнализация/. Однако самцы малой южной колюшки по сравнению с девятиглазой окрашены более критично. Особенности расцветки колюшек, позволяя сохранить основную их функцию во время ухаживания - ориентацию самки на самца /Morris , 1958/, одновременно незаметны хищникам, если последние находятся спереди или сбоку от самца. Окраска самок малой южной колюшки положительно камуфлирующая как вне репродуктивного периода, так и во время его. Следовательно, основными особенностями нерестового поведения малой южной колюшки являются следующие:

а/ Менее броский и заметный для наблюдателя характер основных демонстративных движений самцов.

б/ Тенденция к более быстрому завершению нереста - самки малой южной колюшки в среднем через 10 сек после начала ухаживания оказывались подведёнными к гнезду, в то время как у девятиглазой колюшки аналогичный показатель равен 25 сек. Это связано с отсутствием остановок в процессе ведения самки к гнезду и более прямолинейным характером движения.

в/ Самки малой южной колюшки отличаются более низким порогом реакции следования за самцом к гнезду.

г/ Брачная окраска самцов и особенно самок, имеет критичный характер.

На наш взгляд, все эти особенности свидетельствуют о ярко выраженной направленности в преобразованиях нерестового поведения малой южной колюшки, связанной с приспособлением к исторически длительному прессу хищников. Если девятиглазая колюшка в местах размножения подвержена влиянию относительно небольшого числа хищников, то малая южная в репродуктивный период сталкивается с окунем /*Perca fluviatilis* /, щукой /*Esox lucius* /, судаком /*Lucioperca lucioperca* /, многочисленными бычками /*Neogobius* /, рыбоядными рептилиями - водяным и обыкновенным ужами /*Natrix tess-*

selata, *N. natrix* /, болотной черепахой /*Emys orbicularis*/ - типичными и многочисленными обитателями мелководий в лиманах Чёрного, Азовского, Каспийского и Аральского морей. Наконец, места обитания и размножения малой южной колюшки посещаются значительным количеством птиц-ихтиофагов - чайками, крачками, цаплями. Пресс такого количества хищников - мощный фактор, воздействующий фактически на все стороны жизни вида, в том числе и на его нерестовое поведение.

Мак-Кензи и Кинлисайд отмечают, что более криптическая окраска самцов девятииглой колюшки из озера Гурон /Канада/ может быть объяснена адаптацией к воздействию хищников - в этом озере отсутствуют заросли водорослей и колюшки лишены укрытий /McKenzie, Keeleyside, 1970/. Модди показал, что присутствие в водоёме хищных рыб сдвигает в популяциях трёхиглой колюшки из канадских озёр равновесие в сторону повышения доли так называемых "чёрных" самцов /Moodie, 1972, 1973/. Эти "чёрные" самцы лишены красной окраски нижней части тела - важнейшего стимула полового и территориального поведения /Тинберген, 1969/, по которому самцов обнаруживают и хищные рыбы. Хайнд особо выделяет положение о том, что "сигнальные движения находятся под влиянием отбора на криптичность", подчёркивая при этом, что перед нами "всею лишь одно из проявлений важного принципа, согласно которому все признаки данного вида входят в состав адаптационного комплекса, соответствующего местообитанию вида и его образу жизни" /Хайнд, 1975, с. 727/.

Предполагается, что проникновение представителей рода *Fungitius* в район понтийско-каспийско-аральской провинции произошло в плейстоцене в результате воздействия ледника /Münzing, 1969/. Климат в данном рефугиуме подходил для представителей этого бореального рода. Отступление ледника сопровождалось разрывом ареала и в настоящее время области распространения обеих форм колюшек не соприкасаются. Учитывая относительно долгий период изоляции, следует отметить, что различия в половом поведении малой южной и девятииглой колюшек не столь велики, как этого можно было

мы ожидать, если исходить из концепции К. Лоренца о том, что перестройка ритуала - это один из наиболее быстрых известных нам эволюционных процессов /Лоренц, 1970/.

Микроэволюция полового поведения имеет ряд специфических особенностей, несколько сходных с отличительными чертами сопряжённой эволюции. Поскольку основной функцией полового поведения является обеспечение беспрепятственного спаривания консpezifичных половых партнёров /Tinbergen, 1951/; любые изменения его, грубо нарушающие это условие будут "под запретом". Особенно это относится к видам с наружным оплодотворением /хотя и не только к ним/, поскольку только согласованные действия половых партнёров могут привести к спариванию. Таким образом, любое самое "адаптивное" лишь по отношению к внешней среде изменение элемента поведения, репертуара или стереотипа действия будет подхвачено отбором лишь в том случае, если при этом не будут нарушены границы, в пределах которых данный элемент /или комплекс элементов/ ещё остаётся достаточно эффективным стимулом для полового партнёра. Половой отбор выступает как ограничивающий скорость эволюции полового поведения фактор и в этом смысле он тождественен стабилизирующему отбору. Тем самым при относительном постоянстве среды, в которой протекает размножение, половое поведение, представляющее собой уже отточенный отбором комплекс движений, оказывающий взаимно стимулирующий эффект на половых партнёров и приспособленный к данным конкретным условиям, будет сохранять своё постоянство. Средний тип поведенческих реакций самцов, имеющих сигнальное, стимулирующее значение наилучше приспособлен к среднему типу реакции на них самок и наоборот. Однако при изменении условий внешней среды /которое может быть самым разнообразным - появление нового хищника, изменение в обстановке, затрагивающее эффективность зрительных, акустических, химических и любых иных стимулов/ вызовет необходимость в преобразовании полового поведения. Можно утверждать, что адаптивными в данном случае могут стать любые изменения последнего, если только они будут способствовать обеспечению беспрепятственного спаривания особей одного вида.

Материалом для ведущей формы отбора служит индивиду-

альная внутривидовая изменчивость полового поведения, а точнее, количественных характеристик отдельных демонстраций, тенденции к тому или иному порядку чередования отдельных элементов в стереотипе /Гомелюк, 1976/ и других показателей. Известно, что наблюдается изменчивость "зигзагообразного танца" у трёхиглой колюшки / Borg , 1973/, девятииглой колюшки / Morris , 1958/, когда отдельные особи склонны совершать несколько более резкие, большей протяжённости, движения. В случае ухудшения видимости /заселение биотопов с более мутной водой, зарослями растений/ эта доля самок может получить несомненное преимущество в процессе привлечения самок, в результате чего равновесие в популяции будет сдвинуто в сторону одного из крайних типов. Вообще же, в зависимости от условий, селективное преимущество может приобрести фактически любое изменение поведения, имеющее приспособительное значение - от усиления заметности движений до полной их невыраженности. Конечным результатом отбора явится резкое преобразование демонстративных элементов поведения, наблюдающееся при сопоставлении, например, этограмм различных видов семейства Колюшковых / Rowland , 1974/.

Предки рассматриваемой нами малой кижной колюшки попали в биотопы, отличительной особенностью которых являлось повышенное количество хищников. Остальные компоненты среды существенно не отличались от тех, с которыми сталкивалась предковая форма и сталкивается в настоящее время девятиглая колюшка - нерест продолжал происходить в заросших, хорошо прогреваемых солнцем мелководных участках водоёмов. Это обстоятельство и определило направление преобразований полового поведения малой кижной колюшки - усиление криптической в брачной окраске и начальных движениях ухаживания. Необходимо отметить, что малая кижная колюшка вообще более пуглива, чем девятиглая и чаще замирает при неосторожных движениях наблюдателя.

О систематическом положении малой кижной колюшки

Как уже указывалось, в настоящее время ареалы обеих форм колюшки не перекрываются ни в одном месте / Münzing , 1969/. Это обстоятельство делает невозможным применение

основного критерия биологического вида - репродуктивной изоляции в природных условиях /Кейн, 1958; Майр, 1966/. Ситуация такова /полная аллопатричность, отсутствие скрещивания как результат разрыва в распространении/, что эти формы можно равно считать как видами, так и подвидами /Майр, 1971/.

Кесслер, выделяя малую южную колюшку в особый вид - *Pungitius platygaster* /Kessler/ руководствовался лишь морфологическим критерием - наличием у южной формы костных пластинок на теле, зазубренностью брюшной колюшки, а так же другими признаками, отличающими её от девятииглой колюшки /Берг, 1949/. Этот вид был признан ведущими ихтиологами /Берг, 1949; Никольский, 1971/, но уже Сабанеев сомневался в видовой самостоятельности малой южной колюшки /Сабанеев, 1971/. Точка зрения Фертинга /Bertin, 1925/, соединившего все "виды" рода *Gasterosteus* в один - *Gasterosteus aculeatus* получила своё дальнейшее развитие в работе Минцинга, показавшего на основании исследования истории расселения, современного распространения и изменчивости морфологических признаков объединения всех представителей рода *Pungitius* в один вид /Münzing, 1969/. В отношении малой южной колюшки этот исследователь отмечает, что результатом опытов по скрещиванию её с девятииглой колюшкой может явиться сведение данной формы до уровня подвида *Pungitius pungitius platygaster* /Kessler/.

Сравнение результатов, полученных нами с данными, приводимыми по девятииглой колюшке Моррисом /Morris, 1958/ и Мак-Кензи и Кинлисайдом /McKenzie, Keenleyside, 1970/ показывает, что особенности поведения малой южной колюшки вполне укладываются в рамки изменчивости поведения девятииглой колюшки из различных частей ареала. Вместе с тем особенностью всех "хороших" видов семейства Колюшковых является уникальный характер поведения самцов в процессе привлечения самки и ведения её к гнезду /Ter Pelkwijk, Tinbergen, 1937; Sevenster, 1951; Morris, 1958; McInerney, 1968; Rowland, 1974/. Поведение близких видов - трёхиглой и двухиглой /*G. wheatlandi* / колюшек на этой стадии отличается разительным образом /McInerney, 1968/. Различия же между сравниваемыми нами формами не так резки. Сво-

бодное скрещивание северной и южной форм подтверждают это. Некоторые затруднения, возникающие в результате того, что в репертуаре самцов девятииглой колюшки имеется элемент, который не является стимулом для самок малой южной колюшки-"твистинг", безусловно не могут предотвратить скрещивание в случае перекрывания ареалов в будущем. Вместе с тем есть веские основания полагать, что именно по пути увеличения частоты этого элемента в репертуаре ухаживания могло бы пойти преобразование полового поведения девятииглой колюшки, если биологически более выгодным являлось установление эволюционной репродуктивной изоляции.

Основываясь на всех приведённых выше положениях, мы более склонны полагать, что в настоящее время существуют веские предпосылки для сведения малой южной колюшки до уровня подвида *Pungitius pungitius platygaster* (Kessler). Решающим аргументом в пользу этого могут явиться результаты экспериментов по многократному возвратному скрещиванию, если при этом будет показана нормальная плодовитость и жизнеспособность гибридов.

Р Е З Ю М Е

Исследовано поведение при нересте малой южной колюшки *Pungitius pungitius* (Linne) и девятииглой колюшки *P. platygaster*. Приводятся описания выделенных элементов полового поведения самцов, описывается процесс нереста обеих форм. Показано, что между малой южной и девятииглой колюшками имеются количественные различия в отдельных демонстрациях самцов, а сам процесс нереста очень сходен у обеих форм. Сообщается об успешном скрещивании колюшек в условиях эксперимента. Делается вывод о целесообразности сведения ныне признаваемого вида *P. platygaster* (Kessler) до уровня подвида *Pungitius pungitius platygaster* (Kessler). Высказываются некоторые соображения о специфике микровольности полового поведения.

Л И Т Е Р А Т У Р А

Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1971 г.

- Гомельюк В.Е. 1976. Сравнительное изучение полового поведения трёхиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* L. Белого и Балтийского морей. - *Zoologijas muzeja raksti*, № 15, 77 - 113.
- Лоренц К. 1969. Эволюция ритуала в биологической и культурной сферах.- *Природа*, № 11, 43 - 51.
- Майр Э. 1968. Зоологический вид и эволюция. М., Мир, 597 с.
- Майр Э. 1971. Принципы зоологической систематики. М., Мир, 454 с.
- Никольский Г.В. 1971. Частная ихтиология. М., Высшая школа, 470 с.
- Сабанеев Л.П. 1911. Рыбы России. М., 1062 с.
- Тинберген Н. 1969. Поведение животных. М., Мир, 191 с.
- Хайнд Р. 1975. Поведение животных. М., Мир, 855 с.
- Bertin L. 1924. Recherchers biologiques, biometriques et systematiques sur les epineches (*Gasterosteidae*). *Ann. Inst. Oceanogr.* II fasc. Paris, 204.
- Borg B. 1973. Etologiska studier över sterspiggen (*Gasterosteus aculeatus* L.).- *Fauna och flora (sver.)*, v.68, №3, 106 - 112.
- Hogland R.D., Morris D., Tinbergen N. 1967. The spines of the sticklebacks as mean of defens against predator (*Perca* and *Esch*).- *Behaviour*, №10, 205 - 236.
- McInerney J. 1969. Reproductive behavior of the black-spotted stickleback, *Gasterosteus wheatlandi*.- *J. Fish. Res. Bd. Can.*, v. 26, 2061 + 2075.
- McKenzie J. 1969. nleyside M.H.A. 1970. Reproductive behavior of ninespine sticklebacks (*Pungitius pungitius* (L.)) in South Bay, Manitoulin Island, Ontario.- *Can. J. Zool.*, v. 48, № 1, 55-61.

- Morris D. 1958. The reproductive behaviour of the Ten-spined stickleback (*Pygosteus pungitius*).- Behav. our Suppl. VI, I - 154.
- Moodie G.E. 1972. Predation, natural selection and evolution in an unusual three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*).- Heredity, v. 28, N^o 2, 155 - 167.
- Moodie G.E. 1973. Morphology, life history and ecology of an unusual stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) in the Queen Charlotta Island.- Can. J. Zool., v. 50, N^o 6, 721-732.
- Münzing J. 1969. *Pungitius* Coste 1848. Variabilität Verbreitung und Systematik der Arten und Unterarten in der Gattung (Pisces, Gasterosteidae).- Z.zool. Systemat. und Evolutionforsch., B. 7, N^o 3, 208-233.
- Pelkewijk J.J. ter, Tinbergen N. 1937. Eine reizbiologische Analyse einiger Verhaltensweisen von *Gasterosteus aculeatus* L. - Z. Tierpsychol., N^o 1, 193-200.
- Rowland W. 1974. Reproductive behaviour of *Apeltes quadracus*. Copeia, N^o 1, 183 - 194.
- Sevenster P. 1951. The mating of sea stickleback.- Discovery, v. 12, N^o 2, 51 - 56.
- Tinbergen N. 1951. The Study of Instinct. Oxford. Clarendon Press.

DIVU PUNGITIUS ĢINTS STAGARU SUGU
SEKSUĀLĀS UZVEDĪBAS DIVERĢENCE

V. Gomeļuks

LVU Zoologijas muzejs

K O P S A V I L K U M S

Izpētīta mazā dienvidu / Pungitius platygaster (Kessler) / un devīpadata / Pungitius pungitius (L.) / stagaru nārsta uzvedība.

Doti tēviņu atsevišķu seksuālās uzvedības elementu apraksti, kā arī abu formu nārsta procesi. Parādīts, ka pastāv kvantitatīvas atšķirības mazā dienvidu un devīpadata stagaru tēviņu atsevišķās demonstrācijās, kaut gan nārsta process abām formām ir ļoti līdzīgs. Ziņots par stagaru vaismīgu krustošanu eksperimenta apstākļos. Izvirzīts secinājums, ka būtu mērķtiecīgi pašreiz atzīto sugu Pungitius platygaster (Kessler) uzskatīt kā pāsugu Pungitius pungitius platygaster (Kessler). Izteikti dažādi apsvērumi par seksuālās uzvedības mikroevolūcijas specifiku.

TWO PUNGITIUS GENUS STICKLEBACKS
SPECIES MATING BEHAVIOUR DIVER -
GENCE

V. Gomeļūks

Museum of Zoology of the
Latvian State University

S U M M A R Y

Sexual behaviour of Pungitius platygaster (Kessler) and Pungitius pungitius (L.) was studied.

The description of behavioural elements of these two forms

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПОЛОВОГО И ТЕРРИТО-
РИАЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ ПЯТИ ВИДОВ ТРИТОНОВ
РОДА TRITURUS /URODELA, SALAMANDRIDAE/

Беляев А.А.

Музей природы Латвийской ССР

Вопросы эволюции поведения представляют интерес для общих положений теории эволюции, для систематики животных. Стереотипные действия могут быть столь же характерными признаками вида, как и любые морфологические признаки /Хайнд, 1975/.

Сравнительное изучение поведения близкородственных видов служит одним из основных подходов к исследованию эволюции поведения.

В зоне симпатрии близкородственные виды могут приобрести целый ряд изолирующих механизмов, наиболее важной группой которых являются этологические преграды /Майр, 1968/. В этом одна из причин дивергенции полового поведения.

Ряд изучавшихся нами видов тритонов симпатричны. В некоторых районах перекрываются ареалы 4-х видов: карпатского /*Triturus montandoni* Boul./, альпийского /*T. alpestris* Laur./, обыкновенного /*T. vulgaris* L./ и гребенчатого /*T. cristatus* Laur./ тритонов. В одной местности встречается малоазийский /*T. vittatus* Jen./, гребенчатый и обыкновенный тритоны /Банников, Даревский, Ищенко и др., 1977/. Размножение в местах симпатрии зачастую происходит в одних водоёмах /Feldmann, 1975/. До 4-х видов тритонов размножаются в одном водоёме в предгорьях Карпат /Szymura, 1974/. Причём сроки размножения очень сильно перекрываются /Kminiak, 1971/, хотя и сдвинуты для ограничения конкуренции между личинками /Szymura, 1974/. В связи с этим видоспецифическое половое поведение тритонов может играть существенную роль для предотвращения гибридизации.

Но зачастую репродуктивная изоляция достигается другими механизмами /Майр, 1968/. В подобных случаях, а также в аллопатрических видах, видоспецифичность полового поведения

в большей степени может являться следствием адаптации и различающимся условиям обитания и воздействия других факторов. В связи с этим укажем на некоторые отличительные особенности мест размножения изученных тритонов. Из всех видов лишь малоазиатский тритон размножается, наряду со стоячими, в проточных горных водоёмах /Банников, Даревский, Ищенко и др., 1977/. Гребенчатый тритон, в сравнении с некоторыми другими видами, предпочитает большие по площади и глубине водоёмы /Kminiak, 1972; Cooke, Frazier, 1976 /.

Для сравнительного изучения полового поведения в роде тритонов необходимо детальное изучение отдельных видов. Но, если половое поведение обыкновенного тритона изучено достаточно хорошо /Беляев, 1976; Halliday, 1975, 1977; Halliday, Sweatman, 1976 /, то другие виды - лишь в общих чертах /Prechtl, 1957 цит. по Gauss, 1961; Salthe, 1967 /, либо вообще не изучены.

Наряду со сравнительным изучением полового поведения 5-ти видов тритонов фауны СССР, целью данной работы было изучение потенциально менее видоспецифичного территориального поведения.

Мы располагаем устным сообщением А.Г.Трофимова о наличии драк между самцами малоазиатского тритона.

Автор выражает глубокую признательность сотруднику Кубанского ГУ Трофимову А.Г. и сотруднику Ужгородского ГУ Щербаню М.И. за помощь, оказанную в работе.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Наблюдения и эксперименты проводились в период размножения животных, в сезоны 1975-1978 гг.

Наблюдения в природных условиях и отлов животных осуществлялись: обыкновенный тритон - в Латвийской ССР и в Краснодарском крае; гребенчатый тритон - там же и в Закарпатской области; малоазиатский тритон - в Краснодарском крае; альпийский и карпатский тритоны - в Закарпатской области.

Содержание животных и эксперименты проводились в лаборатории в аквариумах различного формата. Для лабораторных опытов использовано: обыкновенный тритон - 190 особей; проанализировано 66 ухаживаний и 39 откладываний сперматофора; гребенчатый тритон - 29 особей; соответственно - I9 и II; альпийский тритон - I7 особей; соответственно - I4 и 8; карпатский тритон - 61 особь; соответственно - 33 и I9; малоазиатский тритон - 24 особи; соответственно - 26 и 8; I4 раз проводились опыты по изучению территориального поведения самцов этого вида.

Последовательность действий ухаживания и откладывания сперматофора фиксировалась с помощью магнитофонной записи и протоколирования. Для более точного списания поведения тритонов кроме подробных записей и зарисовок производились фото- и киносъёмка животных в аквариуме.

В настоящей работе не приводятся полученные нами количественные данные, дающие дополнительную характеристику поведения животных.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

У всех изученных видов тритонов передаче сперматофора от самца к самке предшествует процесс ухаживания и процесс откладывания сперматофора.

Э л е м е н т ы у х а ж и в а н и я

У всех исследовавшихся видов ритуал ухаживания самца состоит из нескольких многократно повторяющихся поведенческих элементов. Самка при этом стоит или, реже, медленно движется. Ниже приводятся описания элементов ухаживания у изученных видов.

"Демонстрация бока"

Малоазиатский тритон. Самец занимает перед самкой. Тело его расположено боком к самке, под углом около 30-45° к дну; оно согнуто и наклонено в её сторону. Голова располагается вблизи и напротив головы самки. Самец при этом опи-

рается лишь на передние конечности. Почти всегда интенсивно виляет концом хвоста, несколько отклоняясь в сторону, противоположную самке /рис. I, а/.

Гребенчатый тритон. Голова самца находится в 2-3 см перед головой самки. Тело расположено боком к ней, под углом около 60° /и более/ к дну. Спина самца выгнута /иногда сильно/. Кроме того, тело вогнуто и наклонено в сторону самки. Самец опирается на передние конечности. Хвост самца сильно загнут в сторону самки и виляет, производя поглаживающие движения /особенно, задняя часть хвоста/. Иногда, приближаясь, самец касается виляющим хвостом до спины самки /рис. I, б/.

Обыкновенный тритон. Самец сбоку заходит вперед самки, немного повернув к ней переднюю часть тела. Когда голова самца оказывается впереди самки /в 2-х - 4-х см от неё/, самец становится под углом около $45^{\circ}/0-60^{\circ}$ к грунту, опираясь, обычно, лишь на передние лапы. При этом он расположен боком к самке, и тело его вогнуто и немного наклонено в её сторону. Иногда хвост слегка повисивает /рис. I, в/.

Карпатский тритон. "Демонстрация бока" у карпатского тритона не отличается существенно от этого элемента у обыкновенного тритона. При небольшом угле расположения тела к дну, самец, кроме передних, опирается на вытянутые задние конечности. Голова при этом почти прижата к грунту, и спина слегка выгнута /рис. I, г/.

Выгиб спины

Альпийский тритон. Количество этих элементов в ухаживании невелико. Выгиб спины появляется, лишь когда самка в результате ухаживания начинает двигаться на самца. Перед самой головой самки находится бок самца, приблизительно, середина туловища. Самец стоит на всех 4-х конечностях и очень сильно выгибает спину вверх. Иногда самец немного наклоняется в сторону самки и тогда частично открывается от грунта с одной стороны тела. Не зафиксировано распределение всего тела самца под углом к грунту, как это имело место у других видов при "демонстрации бока". Часто выгиб спины следует непосредственно за быстрыми ударами хвостом,



а

б



в

г



д

Рис. I. Элементы ухаживания: а, б, в, г - "демонстрация бе-ка" малоазнатского, гребенчатого, обыкновенного и карпатского тритонов; д - выгиб спины альпийского тритона

и, когда самец выгибает спину, у него ещё остаётся согнутым вдоль тела хвост /рис.1,д/, который самец затем распрямляет.

Наиболее вероятно зрительное воздействие описанных элементов на самку, а у гребенчатого тритона при "демонстрации бока" - ещё и тактильное.

Рывок

Малоазнатский тритон. Рывок происходит из положений "демонстрация бока" или "арка" /см. ниже/. Самец делает резкое движение вбок задней частью тела, изгибая при этом хвост и оставаясь под углом к дну /рис.2,а/. Это создаёт толчок воды на самку. Голова самца находится вблизи от головы самки, и не менее чем 1/3 всех рывков происходит с ударом головой самца по голове самки. После рывка самец быстро выпрямляет хвост и вновь оказывается в положении "демонстрация бока" или "арка".

Гребенчатый тритон. Рывок осуществляется из "демонстрации бока" или из "арки". Приблизившись к самке, самец сильно ударяет хвостом по её голове или спине /рис.2,б/. Если перед рывком самец находится в положении "демонстрация бока", то он предварительно приближается к самке, иногда опускаясь на одну из задних конечностей, и из этого положения производит рывок. Тело самца при рывке получает движение назад, и он возвращается в положение, близкое к "демонстрации бока". Если перед рывком самец находился недостаточно близко к самке, то удара по самке нет, и получается лишь сильный толчок воды, направленный на неё.

Обыкновенный тритон. Рывок следует за "демонстрацией бока". Тело самца перемещается, описывая задней частью дугу, а голова почти не передвигается. При перемещении у самца ещё изгибается у основания хвост, и это создаёт толчок воды, направленный на самку /рис.2,в/. Иногда рывок настолько силен, что удар воды стрывает самку от дна. При рывке самец опускается в горизонтальное положение.

Карпатский тритон. Рывок, следующий за "демонстрацией бока", происходит так же, как это описано для обыкновенного тритона. В ряде случаев самец заплывает вперёд самки, и его движение переходит в рывок. Самец так же резко сгибает

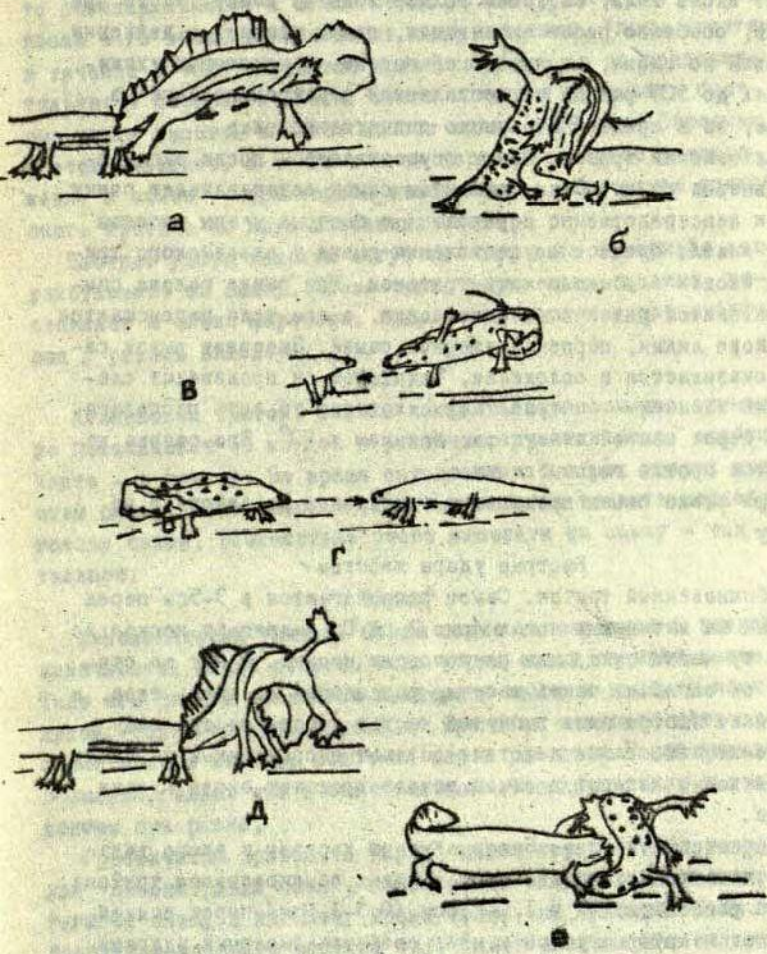


Рис.2. Элементы ухаживания: а, б, в - рывек малеазиатского, гребенчатого и обыкновенного тритонов; г - быстрые удары хвостом обыкновенного тритона; д, е - "ария" малеазиатского и гребенчатого тритонов

хвост вдоль тела, создавая толчок воды на самку. Часто при рывке, особенно после заплывания, самец ударяет в движении головой по самке, обычно по её голове. В некоторых ухаживаниях до 50% рывков осуществляется с ударом головой по самке, но в среднем это число значительно ниже.

Альпийский тритон. Рывок осуществляется после заплывания вперёд самки. Этим элементом самец останавливает самку. Рывок непосредственно переходит в быстрые удары хвостом /см. ниже/. Процесс осуществления рывка у альпийского тритона сходен с обыкновенным тритоном. При рывке голова самца находится рядом с головой самки, а его тело перемещается в районе линии, перпендикулярной самке. Завершив рывок самец оказывается в положении, в котором он производит следующий элемент - быстрые удары хвостом, то есть располагается перед самкой под углом, близким к 90° . Его голова находится против головы самки.

При рывке самец производит тактильное воздействие на самку.

Быстрые удары хвостом

Обыкновенный тритон. Самец располагается в 3-5 см перед самкой на вытянутых ногах /рис. 2, г/. Он выдвигает несколько вбок ту часть тела, где расположена клоака. В эту же сторону он загибает часть хвоста, располагая её вдоль тела, и начинает быстро бить загнутой частью хвоста по туловищу около клоаки. Такое действие создаёт направленный на самку поток воды, который в самом начале проходит около клоаки самца.

Карпатский тритон. Быстрые удары хвостом у этого вида не отличаются существенно от таковых обыкновенного тритона. Самец располагается в 1,0-2,0 см /0,5-3,0 см/ перед самкой или под некоторым углом к ней, создавая быстрыми ударами согнутого вдоль тела хвоста поток воды на самку. Иногда самец располагается почти перпендикулярно к самке.

Альпийский тритон. При быстрых ударах хвостом голова самца всегда расположена перед головой самки, в 1-ом см от неё и ближе. Тивотные стоят перпендикулярно друг к другу. В таком положении самец бьёт хвостом, создавая поток воды

на самку. Производя быстрые удары хвостом, самец очень часто останавливается и стоит перед самкой с согнутым хвостом, после чего вновь возобновляет свои действия. Удары хвостом в течение 2-4 сек. сменяются примерно таким же по продолжительности перерывом. Хотя, самец может не прерывать быстрые удары хвостом и более долгое время - 20 сек. Перерывы в этом элементе, а также всегда перпендикулярное расположение к самке - характерная особенность, отличающая альпийского тритона от двух описанных видов.

Быстрые удары хвостом могут потоком воды тактильно воздействовать на самку. Кроме того, поток воды, видимо, доставляет и самке феромоны, выделяемые самцом и различающиеся у разных видов.

Толчки

Альпийский тритон. Самец, находясь около самки, стривисто поталкивает её мордой в различные участки тела, особенно часто - в голову. Во время остановок в быстрых ударах хвостом самец может прямо с согнутым хвостом толкать мордой в голову самки. Воздействие этого элемента на самку - тактильное.

"Арка"

Малосазнатский тритон. Самец стоит на передней и задней конечностях одной стороны тела перед самой головой самки. Тело его сильно наклонено в сторону самки и вогнуто вбок дугой; спина выгнута /рис. 2, д/. При этом элементе есть виляние концом хвоста, особенно перед рывком и после рывка. Возможно, здесь это в значительной степени связано с движением при рывке.

Гребенчатый тритон. В "арку" самец переходит из положения "демонстрация бока". Самец очень сильно наклоняется, выгибая спину и изгибая, кроме того, всё туловище вбок. Изогнутое подобным образом тело самца располагает над головой самки /рис. 2, е/. Голову самец разворачивает к самке. Хвост также очень сильно изогнут и находится около бока самки. Задняя часть хвоста постоянно виляет, производя поглаживающие движения. В результате хвост постоянно либо непосредственно касается самки, либо создаёт колеба-

ния воды, достигающие её. Кроме того, находясь в "арке" самец периодически надавливает сверху на голову самки своей спиной и, частично, боком.

При элементе "арка" самец находится очень близко к самке и, кроме зрительного, возможно, происходит воздействие на самку через хеморецептивный канал, а у гребенчатого тритона - ещё и тактильное воздействие.

"Обнюхивание"

У всех тритонов в начале ухаживания и в процессе его есть элемент "обнюхивание", когда самец подплывает мордочкой вплотную к самке /чаще всего к клоаке/ и при этом во многих случаях касается её.

Вероятно, "обнюхивание" в основном служит для опознавания самцом самки через химические стимулы /в дополнение к зрительному опознаванию/.

При ухаживании самец и самка достигают порога готовности к процессу передачи сперматофора.

Процесс откладывания сперматофора и захватывания его самкой

В результате ухаживания самка начинает двигаться в сторону самца. Он ухаживает ещё непродолжительное время и приступает к откладыванию сперматофора.

При откладывании сперматофора самец идёт в сторону; самка движется за ним.

У малоазиатского и гребенчатого тритонов самец в движении изгибает хвост и останавливается. Приблизившаяся самка касается до изогнутого хвоста самца, на что самец отвечает задиранием хвоста вверх и откладыванием сперматофора.

Обыкновенный тритон останавливается с извивающимся и ещё не изогнутым хвостом, до которого дотрагивается подошедшая самка. Это приводит к изгибанию и задиранию хвоста и к откладыванию сперматофора. У карпатского и альпийского тритонов самка также касается до ещё не изогнутого хвоста самца, а затем - 2-й раз до изогнутого хвоста, что приводит к задиранию хвоста вверх и откладыванию сперматофора.

После откладывания сперматофора самец продвигается вперёд и становится так, что проходящая над сперматофором самка упирается в самца в момент, когда её клоака находится над сперматофором, который самка захватывает.

Относительно сложный процесс откладывания сперматофора и захватывания его самкой предназначен для координации действий партнёров при передаче сперматофора.

Т е р р и т о р и а л ь н о е п о в е д е н и е

Территориальное поведение у тритонов, связанное с активной защитой самцами индивидуальных территорий, является проявлением агрессивного отношения к самцам своего вида и приводит, в большинстве случаев, к дракам между самцами.

Из изученных нами 5-ти видов агрессивные взаимоотношения между самцами обнаружены в период размножения лишь у малоазиатского тритона. Размножение у этого вида происходит, обычно, в широких разливах или заводях горных ручьёв, где относительно медленное течение. Каждый самец занимает здесь индивидуальную территорию, на которую не допускаются другие самцы. Размеры охраняемых индивидуальных территорий различаются в разных популяциях /например, 1,0 м² и 4,2 м²/. Большинство территорий в какой-то степени примыкают к берегу, и самец держится либо в центре своей территории, который часто находится около пучка листьев рогоза, либо у берега. Если какой-нибудь самец заходит на чужую территорию или на границу двух территорий, это вызывает агрессивное поведение со стороны самца-хозяина. Опознавание самцами друг друга идёт, по-видимому, только по зрительному каналу, в чём существенное значение играет внешний вид самцов: яркая окраска, высокий зубчатый гребень.

Когда приближаются два самца малоазиатского тритона, они становятся определённым образом друг против друга /рис. 3, а/. Перед самой дракой самцы наклоняют спины друг к другу /рис. 3, б/. Голова почти всегда направлен в сторону противника, на его бок.



Рис.3. Элементы территориального поведения /пояснения в тексте/

Иногда один или оба самца не принимают никаких мер при сближении, почти сразу вступая в драку. Это связано, вероятно, с повышенной агрессивностью самцов. Описанные меры также редко предотвращают драку. При драке самцы хватают друг друга за разные части тела, образуя крутящийся клубок. У многих пойманных самцов имелись кровоподтеки от укусов. Наблюдались случаи, когда самец, схваченный другим самцом и не способный вырваться, замирал без движения-реакция неподвижности, что является одним из способов высвобождения. Побеждает, обычно, самец-хозяин, на территории которого происходит драка.

Когда в небольшом аквариуме находилось 10-12 самцов, это значительно снизило относительное количество драк, они почти отсутствовали. Подобные ситуации возникают и у других животных, например, у прыткой ящерицы /Прыткая ящерица, 1976/.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полевое поведение

Различия в поведении обнаруживаются как на этапе ухажи-

вания, так и на этапе откладывания сперматофора.

"Демонстрация бока" - составная часть ухаживания всех видов тритонов, кроме альпийского. У 4-х видов этот элемент не имеет существенных различий. Но сходство поведенческого элемента в полной мере компенсируется резкими различиями во внешнем виде самцов в период размножения, что и является, вероятно, основным критерием для самки в случае, когда поведение играет роль изолирующего механизма.

У альпийского тритона "демонстрация бока" замещает выгиб спины, который появляется лишь в определённый момент ухаживания. Он в какой-то степени напоминает и "демонстрацию бока", и "арку". Кроме того, в ухаживании альпийского тритона в отдельный элемент обособливаются толчки. Этого элемента нет у других видов.

У всех без исключения видов в ухаживании присутствует элемент рывок.

"Арка" встречается в ухаживании лишь гребенчатого и малоазиатского тритонов, что, на наш взгляд, свидетельствует о большем родстве этих 2-х видов между собой по сравнению с 3-мя другими. Подтверждает эту мысль и то, что другой элемент, быстрые удары хвостом, встречается лишь в ухаживании обыкновенного, карпатского и альпийского тритонов /рис.4/. Из 3-х видов, в ухаживании которых встречается



Рис. 4. Наличие элементов ухаживания у 5 видов тритонов

быстрые удары хвостом, несколько особняком стоит альпийский тритон /перпендикулярное расположение самца к самке и ине-

гекратные перерывы в этом элементе/.

Таким образом, в результате сравнения процессов ухаживания у исследованных тритонов можно выделить 2 группы видов: 1 - малоазиатский и гребенчатый тритоны; 2 - обыкновенный, карпатский и альпийский тритоны. В последней группе несколько особняком стоит альпийский тритон, который, возможно, мог бы быть выделен в 3-ю группу. У малоазиатского и гребенчатого тритонов также сходно и несколько иначе, чем у других видов, происходит процесс откладывания сперматофора и захватывания его самкой.

Приведённое выше разделение видов на 2 группы в некоторой степени отражает адаптивность полового поведения к внешней среде.

В семействе настоящих саламандр появились 2 ответвления: одно осталось в горах и связано при размножении с проточными горными водоёмами /например, род *Pleurodeles*, *Euproctus*/; другая ветвь, к которой относится и род *Triturus* распространена в более равнинных местностях и связана со стоячими водоёмами. У ряда видов самцы при ухаживании своим телом плотно блокируют движение самки, обхватывают её. У самцов из равнинной ветви наблюдается тенденция на отсутствие блокировки, обхватывания самки, на большее высвобождение самца. Причём, считают, что саламандры с "равнинным" типом ухаживания произошли от горных форм /Salthe, 1967 /.

В ухаживании гребенчатого и малоазиатского тритона есть элемент "арка", который довольно жёстко преграждает путь самке. В другой же группе видов /обыкновенный, карпатский, альпийский тритоны/ нет этого элемента, но появляется более "освободный" - быстрые удары хвостом. Если учесть, что малоазиатский тритон до сих пор связан при размножении с проточными горными водоёмами, то напрашивается вывод о том, что группа видов малоазиатский-гребенчатый тритон является филогенетически более древней, по сравнению со 2-й группой.

То, что гребенчатый и малоазиатский тритоны имеют сходное поведение при различающихся условиях размножения, на наш взгляд, дополнительно свидетельствует именно о филоге-

нетической близости этих двух видов, объединённых нами в одну группу.

Несколько обособленно по половому поведению стоит альпийский тритон. Возможно, это самый молодой из изученных видов. Не случайно его считают наиболее близким к исторически молодому роду *Neuregetia*, берущему начало от рода *Triturus* и вторично перешедшему в горные биотопы /Bolkay, 1927, Herre, 1932, Freytag, 1957 цит. по Schmidtler, Schmidtler, 1970 /.

Несмотря на различия, в половом поведении всех изученных видов есть много общего: ряд общих элементов ухаживания и приблизительно одинаковое протекание процесса передачи сперматофора. В общих чертах подобная схема полового поведения, видимо, может быть признана характерной для рода *Triturus*.

Один из подвидов обыкновенного тритона, *T. vulgaris lantzi* Wolt. обитает на Кавказе и зачастую размножается в проточных водоёмах, в ряде случаев бок о бок с малоазиатским тритоном. Мы сравнивали половое поведение животных этого подвида с поведением тритонов из непроточных водоёмов, относящихся к номинальному подвиду /Беляев, 1978/. У обоих подвидов для всех элементов наблюдаются различия в относительной частоте встречаемости в ухаживании, и особенно - для быстрых ударов хвостом. Относительная частота встречаемости быстрых ударов хвостом у *T.v.lantzi* в 4 раза больше, чем у *T.v.vulgaris*. При этом их продолжительность у *T.v.lantzi* уменьшается лишь в 1,7 раза. То есть, у *T.v.lantzi* в ухаживании значительно возрос удельный вес элемента быстрые удары хвостом.

На наш взгляд, это может быть обусловлено тем, что в проточных горных водоёмах поток воды, направляемый самцом на самку при быстрых ударах хвостом, будет частично снесён течением. В результате, чтобы доставить до самки определённое количество тактильной и биохимической информации, которая, по-видимому, передаётся с помощью разбрасываемого элемента, самцу необходимо увеличить его продолжительность в ухаживании, чтобы компенсировать потери, вызываемые

ные течением. Так, возможно, появились указанные количественные различия у формы, размножавшихся в проточных и стоячих водоёмах.

Малеазийский тритон, размножение которого связано в основном с проточными водоёмами, не имеет в уходе быстрого удара хвостом. А феромоны самца самка, видимо, воспринимает при элементе "арка". То есть, этот, типично горный вид, как мы уже указывали, больше обближается с самкой при уходе, нежели обыкновенный тритон.

Иварц /1977/ указывал, что процесс видообразования не может рассматриваться лишь в качестве крайнего выражения внутривидовой изменчивости. Эти процессы качественно различны. В процессе освоения специализированными внутривидовыми формами новой среды обитания, естественный отбор, работающий на первом этапе преобразования популяции преимущественно на функциональной основе, начинает работать по энергетической системе оценок. Преимущество получают животные, характеризующиеся не морфофизиологически совершенными /не энергетически невыгодными/, а биохимическими, тканевыми адаптациями, решающие стоящие перед конкретными популяциями экологические задачи с наименьшими затратами энергии. Первый путь приспособления характерен для специализированных внутривидовых форм, второй - для видов.

Мы считаем, что качественные отличия в адаптации полового поведения малеазийского тритона и подвида обыкновенного тритона к одинаковым внешним условиям подтверждают приведённую выше мысль. Увеличение количества быстрых ударов хвостом, характерное для *T.v.lantzi* требует дополнительных затрат энергии, поэтому малеазийский тритон, обитающий в тех же условиях, имеет элемент "арка", энергетически более выгодный и достаточно адаптированный к среде.

Т е р р и т о р и а л ь н о е п о в е д е н и е

Малеазийский тритон - единственный из изученных нами видов, имеющий в период размножения охраняемые индивидуальные территории. Не у обыкновенного, гребенчатого и альпийского

ного тритонов обнаружено своеобразное поведение в период размножения /Gauss, 1961/. Каждый самец занимает определенное место в водоёме, вокруг которого расставляет пахучие метки. Руководствуясь ими самки приближаются к самцам. Участок, на котором находится самец, не защищается от других самцов. Драки у этих трёх видов, а также у карпатского тритона нами не наблюдались.

Описанное явление не имеет отношения к агрессивности и к охраняемым территориям, как это описано для малоазиатского тритона, а является одной из других форм размещения животных в водоёме. Наумов /1967/ указывает, что пространственное размещение особей определяется формой использования территории /её ресурсов/ и служит способом достижения оптимальной плотности населения.

Кроме малоазиатского тритона, нам не известны данные об агрессивности и охраняемых территориях у других видов рода *Triturus* а также других родов в семействе *Salamandridae*. Из евроазиатских представителей *Urodela* наличие агрессивности и охраняемых территорий известны в семействе *Proteidae* /Parzefall, 1976/, одном из наиболее близких филогенетически к семейству *Salamandridae* /Терентьев, 1961/. Однако, явление агрессивности, охраны индивидуальных территорий, вероятно, гораздо меньше определяется филогенетически, чем, например, половое поведение, а в значительной степени зависит от окружающей среды; оно не может использоваться для систематики. Малоазиатский тритон, наряду с охраняемыми территориями, отличается от других изучавшихся видов и биогенами размножения.

Элементы территориального поведения малоазиатского тритона внешне напоминают "демонстрацию бока" и "арку" - элементы ухаживания этого вида, что не может свидетельствовать о связи в их происхождении.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Изучались половое и территориальное поведение 3-х видов тритонов: малоазиатского, гребенчатого, обыкновенного, кар-

патского и альпийского. Различия процессов ухаживания изученных видов проявляются как в разном наборе элементов ухаживания, так и в некотором различии одного и того же элемента у разных видов. По наличию и отсутствию некоторых элементов в ухаживании отдельных видов, а также на основании сравнения процессов откладывания сперматофора, у изученных тритонов выделено 2 группы видов. Обсуждается возможное направление эволюции некоторых представителей рода *Triturus*. Изменения в поведении у внутривидовых форм и видов в ответ на одинаковые внешние условия имеют различный характер, что показано на примере малеазийского и одного из подвидов обыкновенного тритона. Агрессивность и охраняемые индивидуальными территория, обнаруженные в период размножения у малеазийского тритона, — единственный известный случай в семействе *Salamandridae*.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Банников А.Г., Даревский И.С., Ищенко В.Г. и др. 1977. Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР. М., Пресвещение, 415с.
- Беляев А.А. 1976. Половое поведение обыкновенного тритона, *Triturus vulgaris* L. (*Urodela, Salamandridae*). — *Zoologijas muzeja raksti*, N 15, 52-74.
- Беляев А.А. 1978. Сравнительный анализ полового поведения двух подвидов обыкновенного тритона. — В кн.: Тезисы 2 конференции молодых ученых. Вильнюс, Пяргалэ, 120-122.
- Майр Э. 1968. Эволюционный вид и эволюция. М., Мир, 598с.
- Наушев Н.П. 1967. Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных. — *Зоол.ж.*, т.46, 10, 1470-1486.
- Прыткая ящерица. 1976. Монографическое описание вида. Отв. ред. Яблоков А.В. М., Наука, 376с.
- Терентьев П.В. 1961. Герпетология. М., Высш. школа, 336с.
- Хайнд Р. 1975. Поведение животных. М., Мир, 856с.

- Ивард С.С. 1977. Внутривидовая изменчивость и видеобразование. Эволюционный и генетический аспекты проблемы. - В кн.: Успехи современной термиологии. М., Наука, 279-290.
- Cooke A.S., Frazer J.F.D. 1976. Characteristics of newt breeding sites. - J.Zool., Lond., v.178, N2, 223-236.
- Feldmann R. 1975. Methoden und Ergebnisse quantitativer Bestandsaufnahmen an westfälischen Laichplätzen von Molchen der Gattung Triturus /Amphibia, Caudata/. - Faun.-Ökol.Mitt., Bd.5, NI-2, 27-33.
- Gauss G.H. 1961. Ein Beitrag zur Kenntnis des Balzverhaltens einheimischer Molche. - Z.Tierpsychol., Bd.18, N 1, 60-66.
- Halliday T.R. 1975. An observational and experimental study of sexual behaviour in the smooth newt, Triturus vulgaris /Amphibia: Salamandridae/. - Anim. Behav., v.23, N 2, 291-322.
- Halliday T.R. 1977. The effect of experimental manipulation of breathing behaviour on the sexual behaviour of the smooth newt, Triturus vulgaris. - Anim. Behav., v.25, N 1, 39-45.
- Halliday T.R., Sweatman H.P.A. 1976. To breathe or not to breathe; the newt's problem. - Anim. Behav., v.24, N 3, 551-561.
- Kminiak M. 1971. Seasonal cycle in some amphibian species in the region of Spišska Magura observed in 1965-1968. - Biologia /ČSSR/, v.26, N8, 611-621.
- Kminiak M. 1972. Analyse der Faktoren, die das Vorkommen einiger Amphibienarten auf dem Gebiet Spišska Magura /nordöstliche Slowakei/ beeinflussen. - Acta Fac. rerum natur. Univ. comen. Zool., Bd.17, 35-47.
- Parzefall J. 1976. Die rolle der chemischen Information im Verhalten des Grottenolms Proteus anguineus Laur./Proteidae, Urodela/. - Z.Tierpsychol., Bd.42, N 1, 29-49.

- Salthe S.N. 1967. Courtship Patterns and the Phylogeny of the Urodeles. - Copeia, N 1, 100-117.
- Schmidtler J.J., Schmidtler J.F. 1970. Morphologie, Biologie und Verwandtschaftsbeziehungen von *Neurergus trauchii* aus der Türkei /Amphibia: Salamandridae/. - Senckenberg. biol., Bd. 51, N 1/2, 41-53.
- Szymura J.M. 1974. A competitive situation in the larvae of four sympatric species of newts /*Triturus cristatus*, *T. alpestris*, *T. montandoni*, and *T. vulgaris*/ living in Poland. - Acta biol. cracov. Ser. zool., v. 17, N 2, 235-262.

SEKSUĀLĀS UN TERITORIĀLĀS UZVEDĪBAS SALĪDZI-
NĀ ANĀLĪZE 5 TRITONU /TRITURUS/ SUGĀM

A.A. Beļajevs
LPSR Dabas muzejs

K O P S A V I L K U M S

Tika pētīta 5 sugu tritonu /*Triturus vittatus*, *T. cristatus*, *T. vulgaris*, *T. alpestris*, *T. montandoni*/ seksuālā un teritoriālā uzvedība. Pamatojoties uz pētīto tritonu seksuālās uzvedības salīdzinājumu, izdalītas 2 sugu grupas. Tiek apspriesti dažu *Triturus* ģints pārstāvju iespējamie evolūcijas virzieni.

Atbildot uz vienādiem ārējās vides apstākļiem, iekšsugu formu un sugu uzvedības izmaiņām ir dažāds raksturs, tas parādīts, apskatot *T. vulgaris* lantzi Wolt. un *T. vittatus*. Vairošanās periodā novērotā *T. vittatus* agresivitāte un individuālās teritorijas aizsardzība ir vienīgais zināmais gadījums Salamandridae dzimtā.

A COMPARATIVE ANALYSIS OF THE SEXUAL
AND TERRITORIAL BEHAVIOUR OF 5 NEWTS
SPECIES OF THE GENUS TRITURUS /URODE-
LA, SALAMANDRIDAE/

A.A.Belyaev

Natural Museum of Latvian SSR

S U M M A R Y

A sexual and territorial behaviour in 5 species of newts; *Triturus vittatus*, *T. cristatus*, *T. vulgaris*, *T. alpestris*, *T. montandoni* was studied. As a result of the comparison of sexual behaviour was singled in studing newts. We discussed a possible direction of the evolution in some representatives of the genus *Triturus*. Behavioural changes in species and intraspecific forms had different character in answer on the same conditions of environment. It was showed at the example of newts *Triturus vulgaris lantzi* Walt. and *T. vittatus*. Aggressiveness and guarded individual territories were founded only in *T. vittatus*. It is the unique well-known case in the family Salamandridae.

НОЧНАЯ МИГРАЦИЯ ПТИЦ В 6 ПУНКТАХ "БЕЛОМОРО-БАЛТИЙСКОГО
ПРОЛЕТНОГО ПУТИ" В СЕНТЯБРЕ 1975 ГОДА

Бауманис Я.А., Большаков К.В., Лапшин Н.В., Резвый С.П.,
Сазонов С.В., Яковлев В.В.

Институт Биологии АН ЛатвССР, Ленинградский госуниверситет,
Карельский филиал АН СССР, Петрозаводский госуниверситет

Для лучшего понимания разных аспектов годового цикла отдельных популяций перелётных птиц, немаловажное значение придаётся исследованиям их миграций. Мало затронутой стороной до сих пор остается ночная миграция птиц. Специальные исследования ночной миграции птиц на территории СССР начались лишь в последние годы /Большаков, 1970; Якоби, Игги, 1970; Бауманис, 1976; Жалакявичюс, 1976/. С целью расширения работ в этом направлении были организованы наблюдения по единой методике на трассе так называемого "Беломоро-Балтийского пролётного пути". Первый этап их был осуществлён в сентябре 1975 года. Результаты этой совместной работы и изложены в данной статье.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА НАБЛЮДЕНИЙ

Наблюдения проведены в период с 17 по 25 сентября одновременно в 6 пунктах /рис.1/.

Применённая методика включала наблюдения на фоне диска луны в учёт пролетающих птиц по голосам. Ввиду неодинаковой подготовленности наблюдателей в определении птиц по голосам, учитывали только крики пролетающих дроздов /*Turdus sp.*/. В течение каждой ночи проводилось по три сеанса наблюдений в телескоп и учётов голосов, сроки которых были упорядочены относительно момента местного за-

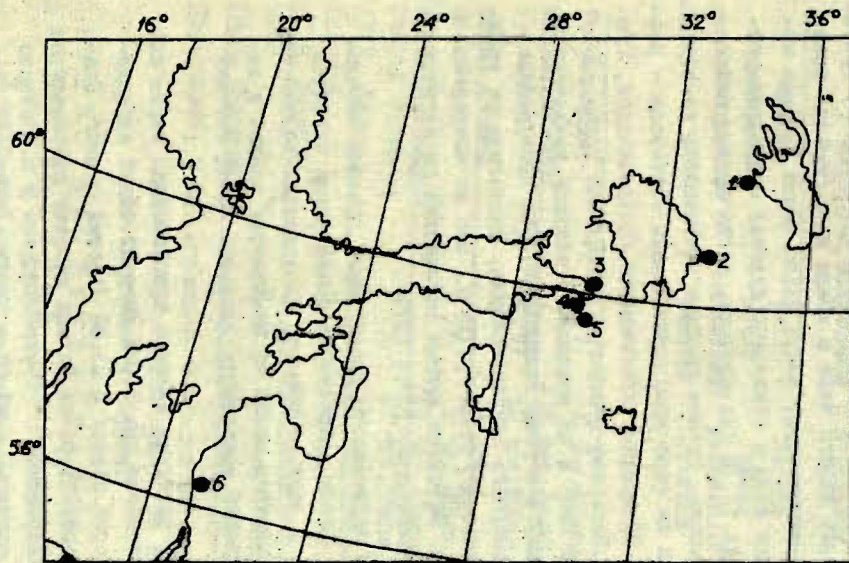


Рис. 1. Карта района исследований. Пункты наблюдений: 1 - Петрозаводск; 2 - Гумбаричи; 3 - Лисий Нос; 4 - Старый Петергоф; 5 - Гатчина; 6 - Пале.

хода солнца: первый сеанс - через 15 минут после захода солнца и в течение двух часов /учёт голосов при этом сеансе начинался через 60 минут после захода солнца и велся на протяжении одного часа/; второй сеанс - в течение одного часа в середине ночи /6-й час после захода/; третий сеанс - в течение одного часа в конце ночи /9-й час после захода/. Из-за облачности, общее число ночей и часов наблюдений на фоне луны в отдельных пунктах оказалось неодинаковым /табл. I/. В тех случаях, когда лунные наблюдения были невозможны, голоса дроздов учитывались не всегда. При наблюдениях на фоне луны применялись телескопы - рефракторы с 28 и 30-кратным увеличением /Петрозаводск, Гумбары, Старый Петергоф и Напе/ и зрительные трубы 30 кратного /Лисий Нос/ и 40 кратного /Гатчина/ увеличения. Определение азимута и угла возвышения луны проводилось при помощи угломерного приспособления, аналогичного предложенному И. Нисбетом /Nisbet, 1959/, или же астрономическим способом. Методика лунных наблюдений не отличалась от описанной /Вольваков, 1976; 1977/.

Для оценки численности пролетающих дроздов методом регистрации их криков, определяли общее число сигналов всех видов рода в зоне слышимости наблюдателя за час, так как не все наблюдатели могли по количеству криков и характеру сигнализации определять реальное число летящих птиц.

При анализе погодных условий использованы карты синоптической обстановки для 21.00 /первый сеанс наблюдений/, 24.00 /второй сеанс/ и 03.00 /третий сеанс/. Скорость и направление ветра на разных высотах оценивали по данным радиозондирования в г. Петрозаводске и п. Воейково /Ленинградская область/ в 20.00 и 02.00 и г. Диепая /Латвийская ССР/ в 02.00.

Кратковременность наблюдений не позволила получить материал, достаточный для обширного обсуждения. Во многих пунктах облачность значительно сократила запланированный объем работ. Практически не было ни одной ночи, когда бы удалось синхронное наблюдение во всех пунктах, за

исключением одного сеанса ночью 18/19 сентября. Очевидно, однако, что некоторое обсуждение полученных данных представляется возможным.

Таблица I
Материал, полученный в отдельных пунктах

Пункты наблюдений /наблюдатель/	Число ночей наблюдений /учётов/	Чистое время наблюдений /учётов/	Количество отмеченных на фоне луны /по голосам/ птиц /дроздов/
Петрозаводск /С.В. Сазонов/	5 /7/	6 час.40мин. /16 час.35мин./	194 /342/
Гумбариги /Н.В. Даршин/	7 /7/	10 час.20мин. /17 час./	223 /752/
Лисий Нос /К.В. Большаков/	5 /6/	8 час.20мин. /13 час.25мин./	118 /823/
Старый Петергоф /В.В. Яковлев/	7 /8/	17 час.05мин. /38 час.35мин./	180 /344/
Гатчина /С.П. Резвый/	5 /6/	7 час.20мин. /14 час.45мин./	101 /2487/
Папе /Я.А. Бауманис/	7 /7/	15 час.20мин. /21 час./	160 /150/

Примечание. В Петрозаводске и Старом Петергофе ряд наблюдений проведён в сроки, не совпадающие со стандартными сеансами.

ОБРАБОТКА РЕЗУЛЬТАТОВ НАБЛЮДЕНИЙ НА ФОНЕ ДИСКА ЛУНЫ

В настоящей работе при расчётах направления полёта использовались две таблицы, разработанные И.Нисбетом /Niabet, 1959/ и соответствующие формулы. Определения направлений полёта производилось при углах возвышения луны над горизонтом более 14° .

Высота полёта птиц определялась по формуле, предложенной Х. Вольфом / Wolf, 1967/. Вычисленное значение высоты полёта отдельных птиц и стай округлялось путём отнесения к ближайшей пятидесятиметровой отметке.

Расчёт численности мигрантов /плотность миграции/ производился оригинальным способом. Сечением конуса наблюдений горизонтальной плоскостью является эллипс, превращающийся в окружность при положении луны в зените. Форма и размеры эллипса меняются в зависимости от угла возвышения луны и высоты над поверхностью земли. Летящие в горизонтальной плоскости птицы, в зависимости от высоты и направлений их полёта относительно луны будут пересекать разные по протяжённости оси эллипса. Для сравнения численности птиц, пролетающих на разных высотах и в разных направлениях, данные непосредственных учётов должны быть пересчитаны на стандартную единицу. В качестве её был взят 1 километр. В качестве единиц для направлений полёта брались 22⁰⁵ сектора, соответствующие румбам компасного круга - 0, СВВ, СВ и т.д., всего 16 секторов. В качестве единиц уровней высоты использовались значения: 100 м /от 1 до 200 м/, 300 м /от 201 до 400 м/, 500 м, 700 м и т.д.. Для оценки численности использовался показатель "плотность ночной миграции" - общее число птиц, пересекших за 1 час фронт в 1 километр во всех секторах направлений и на разных уровнях высоты.

Расчёт плотности миграции сводился к следующему. На основе угловых размеров полного лунного диска был вычислен показатель величины осей эллипса /в метрах/ - максимальные, минимальные и промежуточные её величины на установленных уровнях высоты /100 м, 300 м, 500 м и т.д./ при разных углах возвышения луны над горизонтом и определены соответствующие коэффициенты перерасчёта на фронт в 1 километр. Все отмеченные птицы распределялись по уровням высоты. Высота полёта неопознанных птиц определялась способом, изложенным ниже. В пределах каждого уровня высоты птицы в зависимости от вычисленных направлений полёта разносились по секторам. Если продолжительность наблюдений

была больше или меньше одного часа, то вводилась соответствующая поправка. При дальнейших расчётах использовался показатель числа птиц, пролетевших в данном секторе направлений с учётом поправок на продолжительность наблюдений и неполные размеры видимой части лунного диска. Далее путём умножения коэффициента на рассчитанное число птиц, получали значение плотности миграции в каждом секторе направлений. Для определения плотности миграции на данном уровне высоты, полученные для разных секторов направлений значения складывались. Сходным образом находилась и общая плотность миграции в определённом секторе направлений. Суммарное для разных уровней высоты и секторов направлений значение и представляло искомую величину "плотности миграции" в данный час ночи.

Для неопознанных мигрантов рассчитывалось высотное распределение в данный период ночи, выраженное через плотность пролёта на разных уровнях высоты. Крупные и размытые силуэты заносились в нижний слой /до 200 м/, мелкие - в верхний, средние - в промежуточные уровни высоты. На суммарное значение плотности миграции практически не влияли высоко летящие неопознанные птицы, по-видимому, представленные только мелкими воробьиными и дроздами. Все крупные и размытые силуэты могли относиться к самым различным видам птиц, но огромное большинство их, безусловно, мигрировало ниже 200 метров над землёй. Наиболее существенные ошибки при расчёте плотности могли возникать за счёт неопознанных мигрантов "средних размеров". С одной стороны, это могли быть пролетающие по ветру дрозды, а с другой - летящие с большей скоростью и на больших высотах утки и кулики.

РЕЗУЛЬТАТЫ НАБЛЮДЕНИЙ

I. Видовой состав. Определение видовой принадлежности птиц, пересекающих диск луны, возможно далеко не всегда. Оно зависит не только от видоспецифичности силуэта, но и от высоты и скорости полёта птиц, харак-

тера их перемещений на фоне луны /через центр или по край/, высоты луны над горизонтом, прозрачности воздуха и иных факторов. В большинстве случаев удаётся установить принадлежность силуэта к той или иной систематической группе и лишь изредка возможно определение до вида /Lowery, Newman, 1955; Nisbet, 1961/. Немаловажную роль при этом играют полевые навыки наблюдателя в опознавании птиц /Большаков, 1976; 1977/.

Полученные данные достаточно хорошо иллюстрируют эти положения /табл. 2/. Около одной трети отмеченных силуэтов наблюдателям не удалось определить вообще, а оставшиеся отнесены в основном к таким группам как, "мелкие воробьиные" /Passeriformes /, дрозды /Turdus sp/, утки /Anatidae /.

Ограничения метода, безусловно, затрудняют объективную оценку географических различий в видовом составе мигрантов. Можно, однако, отметить, что на наблюдательном пункте в Латвии /Папе/ среди ночных мигрантов в данный период преобладали мелкие воробьиные /Passeriformes /, тогда как в более восточных районах - дрозды/Turdus sp/. Более низкая численность дроздов в районе Папе по сравнению с другими пунктами установлена и методом регистрации голосов /табл. 3/.

Видовой состав мигрирующих дроздов в качественном отношении во всех пунктах был сходным. Отмечены 4 вида - белобровик /Turdus iliacus/, певчий /T. philomelos /, чёрный /T. merula / и рябинник /T. pilaris/.

В целом, видовой состав мигрантов во всех пунктах соответствует имеющимся представлениям о птицах, мигрирующих ночью на северо-западе СССР /Большаков, 1970; 1976; 1976/. Специально можно отметить голубей /Columba sp. / и деревенскую ласточку /Hirundo rustica/, наблюдавшихся в районе Финского залива, а также трёх зимородков /Alcedo atthis /, опознанных по силуэтам в Папе. Врановые птицы, наблюдавшиеся в Петрозаводске, были зарегистрированы в период вечерних сумерек и являлись скорее всего серыми воронами /Corvus cornix /, завершавшими суточные

Таблица 2

Видовой состав мигрирующих птиц в разных пунктах по данным наблюдений на фоне диска луны

С о с т а в	В с е г о о т м е ч е н о с и л у а т о в						
	Петрозаводск	Гумбарина	Лисий Нос	Гатчина	Старый Петергоф	Дале	На всех 6 пунктах
Anatidae sp.	-	26	12	17	2	-	57
Charadriidae sp.	-	-	1	-	1	2	4
Vanellus vanellus	2	-	-	-	-	-	2
Larus sp.	-	1	-	-	1	-	2
Columba sp.	-	-	1	-	6	-	9
Streptopelia sp.	-	-	1	-	-	-	1
Strigidae sp.	-	4	-	-	-	-	4
Aegolius funereus	-	1	-	-	-	-	1
Alcedo atthis	-	-	-	-	-	3	3
Alauda arvensis	-	-	-	1	-	-	1
Hirundo rustica	-	-	1	-	-	-	1
Turdus sp.	93	93	27	46	122	21	402
Turdus philomelos	-	-	2	-	-	-	2
Erithacus rubecula	-	-	4	-	-	-	4
Oenanthe oenanthe	-	-	1	-	-	-	1
Sylvia sp.	-	-	1	-	4	-	5
Phylloscopus sp.	2	-	-	-	-	-	2
Fringilla sp.	-	1	-	-	-	-	1
Corvus sp.	5	-	-	-	-	-	5
Passeriformes sp.	4	29	19	9	-	92	151
не определено	88	68	48	28	42	42	316
В С Е Г О :	194	223	118	101	180	160	976
процент неопределённых /включая сомнительных/	45.3	30.5	40.7	27.7	23.3	26.2	31.4

перемещения на ночёвку.

Таблица 3

Относительное обилие отдельных видов мигрирующих дроздов / *Turdus* sp. / по данным метода учёта голосов в отдельных пунктах наблюдений

В и д ы	Всего отмечено голосов за период наблюдений / в среднем за 1 час /					
	Летрозаводск	Гумсарини	Дистый Нос	Гатчина	Старый Петергоф	Цапел
<i>Turdus iliacus</i>	226 /13,7/	404 /23,7/	338 /25,0/	662 /44,8/	210 /5,4/	7 /0,3/
<i>Turdus philomelos</i>	106 /6,4/	331 /19,4/	472 /34,9/	1793 /121,5/	131 /3,4/	140 /6,6/
<i>Turdus pilaris</i>	8 /0,5/	10 /0,6/	11 /0,8/	25 /1,6/	3 /0,1/	1 /0,05/
<i>Turdus merula</i>	2 /0,1/	7 /0,4/	2 /0,1/	7 /0,4/	? /?/	2 /0,1/
В с е г о :	342 /20,7/	752 /44,2/	823 /65,4/	2487 /168,6/	344 /8,9/	150 /7,1/

II. Плотность и динамика миграции. За описываемый период времени над территорией, охваченной нашими наблюдениями, плотность ночной миграции была в целом невысокой, а в отдельных случаях пролёт практически отсутствовал. Тем не менее, в каждом пункте была по крайней мере одна ночь, когда плотность миграции многократно превышала таковую в соседние ночи /табл. 4/. В Латвии резкий всплеск численности мигрантов отмечен в ночь 19/20, в Карелии - 20/21, на территории Ленинградской области - 21/22 сентября. Следует отметить, что в ночь на 21 сентября под Ленинградом облачная погода помешала проведению лунных наблюдений. Однако по данным учёта сигналов дроздов, численность птиц в эту ночь здесь

Таблица 4

Плотность и динамика ночной миграции в отдельных пунктах

Дата	Пункт наблюдений	Номер сеанса	Чистое время на- опылений /в минуту	Отмечено птиц	Плотность миграции
I	2	3	4	5	6
17/18.09	Петрозаводок	I, II, III	X	X	X
	Гумбарницы	I	96	II	530
		II, III	X	X	X
	Дисий Нос	I	X	X	X
		II	62	6	760
		III	X	X	X
	Старый Петергоф	I	X	X	X
		II	34	4	190
		III	X	X	X
	Гатчина	I, II, III	X	X	X
	Пале	I	140	4	430
		II	57	I	-
III		30	0	-	
18/19.09	Петрозаводок	I, II	X	X	X
		III	40	4	960
		Гумбарницы	I	50	2I+20/1520
	II		X	X	X
	III		53	8	1210
	Дисий Нос	I	95	14	1810
		II	61	8	1150
		III	40	0	-
	Старый Петергоф	I	125	13	730
		II	69	9	210
		III	48	10	830
	Гатчина	I, III	X	X	X
		II	69	9	1700
	Пале	I	X	X	X
		II	37	I	-
III		30	0	-	

Таблица 4 /продолжение/

1	2	3	4	5	6
19/20.09	Петрозаводск	I, II, III	X	X	X
	Гумбаричи	I, II	45	I	-
		III	11	4	-
		I	30	0	-
	Лисий Нос	II	20	I	-
		III	30	0	-
		I	110	5	60
	Старый Петергоф	II	11	I	-
		III	5	I	-
		I	90	3	-
	Гатчина	II	20	2	-
		III	30	2	-
I		81	110	3500	
Пале	II	54	13	2160	
	III	42	15	3300	
	I	88	67	4210	
20/21.09	Петрозаводск	II	42	16	815
		III	41	7	?
		I	60	75	3500
	Гумбаричи	II	54	51	3760
		III	X	X	X
		I, II, III	X	X	X
	Лисий Нос	I, II, III	X	X	X
		I, II, III	X	X	X
		I, II, III	X	X	X
	Старый Петергоф	I, II, III	X	X	X
		I, II, III	X	X	X
		I, II, III	X	X	X
Гатчина	I, II, III	X	X	X	
	I, II, III	X	X	X	
	I	X	X	X	
21/22.09	Петрозаводск	II	19	3	-
		III	40	20	890
		I	10	0	-
	Гумбаричи	II	46	23	1850
		III	45	4	860
		I	81	68	5560
	Лисий Нос	II	52	11	940
		III	60	0	-

Таблица 4 /продолжение/

1	2	3	4	5	6
	Старый	I	87	86	2600
	Петергоф	II	60	II	2620
		III	60	0	-
	Гатчина	I	60	59+3/	2940
		II	45	5	660
		III	42	0	-
	Пале	I	91	9	680
		II	60	0	-
		III	47	0	-
22/23.09	Петрозав.	I, II, III	X	X	X
	Гумбарцы	I, II, III	50	1	-
	Лисий Нос	I, II, III	80	0	-
	Старый	I	77	5	800
	Петергоф	II	60	4	?
		III	60	0	-
	Гатчина	I, II, III	45	0	-
	Пале	I	95	12	390
		II	35	2	-
		III	7	0	-
23/24.09	Петрозав.	I, II, III	X	X	X
	Гумбарцы	I, II, III	X	X	X
	Лисий Нос	I, II, III	X	X	X
	Старый	I, II, III	X	X	X
	Петергоф	I, II, III	X	X	X
	Гатчина	I, II, III	X	X	X
	Пале	I, II, III	135	I	-
24/25.09	Петрозав.	I, II, III	60	0	-
	Гумбарцы	I, II, III	60	I	-
	Лисий Нос	I, II, III	X	X	X
	Старый	I, III	58	0	-
	Петергоф	II	56	2	-
	Гатчина	I	43	2+15/	320
		II, III	X	X	X
	Пале	I, II, III	132	0	-

Примечания. Если продолжительность наблюдений в пределах сеанса составляла менее 60 минут, то это, как

правило, определялось облачностью.

X - наблюдения не проводились.

7 - расчёт плотности миграции невозможен, так как большая часть птиц не определена.

При продолжительности наблюдений менее 30 минут и при числе отмеченных птиц менее 4, расчёт плотности миграции не проводился.

Цифры в скобках означают число уток в стаях.

была чрезвычайно высокой и даже большей, чем в последующую /табл. 5/. Таким образом, на территории Карелии и Ленинградской области волна пролёта началась и прошла практически одновременно, но несколько позже, чем в Латвии.

Плотность пролёта в течение каждой отдельной ночи была весьма непостоянной, а колебания её между отдельными сеансами наблюдений иногда были многократны. При этом отмечены случаи как возрастания, так и снижения плотности миграции от начала к концу ночи. Иногда плотность пролёта была наименьшей в середине ночи, но в ряде случаев на этот период приходился пик численности мигрантов. Вместе с тем, характер распределения плотности миграции в течение одной ночи в близко расположенных пунктах /Лисий Нос, Старый Петергоф, Гатчина/ в ряде случаев был сходным.

Численность голосов пролетающих дроздов в большинстве случаев возрастала от начала к середине ночи, но снижалась под утро /в 14 случаях, когда наблюдения велись в течение всей ночи/. В 9 случаях численность голосов дроздов была наибольшей в конце ночи и лишь в 4 /при заметном пролёте/ - в начале тёмного периода суток. Картина изменений численности голосов пролетающих дроздов в близко расположенных пунктах в течение одной ночи в большинстве случаев была очень сходной /табл. 5/.

III. Анализ погодных условий.

В целом, погодные условия, преобладавшие над районом наблюдений в течение всего периода работы, были довольно сходными. На территории всего региона господствовали уме-

Таблица 5

Численность ночной миграции дроздов в отдельных пунктах наблюдений по данным метода учёта голосов

	17/18.9			18/19.9			19/20.9			20/21.9			21/22.9			22/23.9			23/24.9			24/25.9			
	I	2	3	I	2	3	I	2	3	I	2	3	I	2	3	I	2	3	I	2	3	I	2	3	
Петрозаводск	X	43	X	5	39	46	X	X	19	22	I	2	X	10	28	22	X	X	X	I	0	0	0	4	9
Гумбаричи	5	49	6	14	37	34	5	13	31	20	233	95	X	242	X	0	0	0	X	5	X	X	X	X	
Лисий Нос	2	11	1	16	18	23	7	10	5	X	342	240	72	53	21	0	0	0	0	0	X	X	X	X	
Старый Петергоф	2	9	6	3	16	12	15	12	8	6	79	55	26	30	5	2	2	0	5	3	0	5	6	3	
Гатчина	X	X	X	X	32	X	4	30	7	324	627	909	23	215	70	0	18	X	0	0	0	7	X	X	
Пане	3	2	7	9	6	10	8	30	58	X	X	X	I	0	0	3	3	5	2	I	0	0	0	I	

Примечания. Числовые значения - количество голосов всех видов дроздов в зоне слышимости наблюдателя за сеанс.

I, 2, 3 - номера сеансов.

X - учёт голосов не проводился.

ренные и сильные ветра западного сектора /ЮЗ-З-СЗ/, т.е. преимущественно встречные и встречно-боковые к направлению миграции. В Ленинградской области и Карелии по данным высотного радиозондирования было лишь три ночи, когда скорость ветра была невелика /18/19, 20/21, 21/22 сентября/, а на территории Латвии - две ночи /19/20 и 20/21 сентября/. В каждую из этих ночей наблюдалась миграция с повышенной плотностью, особенно заметная в ночи 19/20 сентября /Латвия/ и 20/21, 21/22 сентября /Карелия и Ленинградская область/, когда ветровые условия на разных высотах /вплоть до 3000 метров/ были близки к штилевым. Таким образом, всплески ночного пролета оказались непосредственно связанными с резким ослаблением скорости ветра. Вместе с тем, "улучшение погоды" было довольно локальным, что, с одной стороны, определило разные сроки "воли" в западных и восточных районах, а с другой, обусловило относительно небольшую для этого периода осени плотность миграции. Резкие снижения численности мигрантов имели место при прохождении холодных фронтов, а также при сильных западных и северо-западных ветрах.

IV. В ы с о т а м и г р а ц и и. Характер высотного распределения птиц во всех 6 пунктах оказался в целом довольно сходным /рис. 2/. Подавляющее большинство мигрантов /79% - 97%/ перемещалось на высотах от нескольких десятков до 200 метров. Вместе с тем, максимальная высота миграции и доля птиц, перемещавшихся в приземном слое воздуха /до 200 метров/, несколько различались в разных пунктах, что отразилось в средней высоте пролёта. В Петрозаводске она составила 380, в Гумбарихах - 520, в Лисьем Носу - 240, в Старом Петергофе - 340, в Гатчине - 300 и в Пале - 290 метров. Вариации высотного распределения птиц отмечались и при наблюдениях в одном пункте в разные ночи и даже в течение одной ночи. Ввиду однотипности ветровых условий за период наблюдений и небольшой величине полученного материала, широкое обсуждение влияния ветра на высоту ночной миграции невозможно. Можно лишь отметить, что максимальные высоты пролёта наблюдались в каждом пунк-

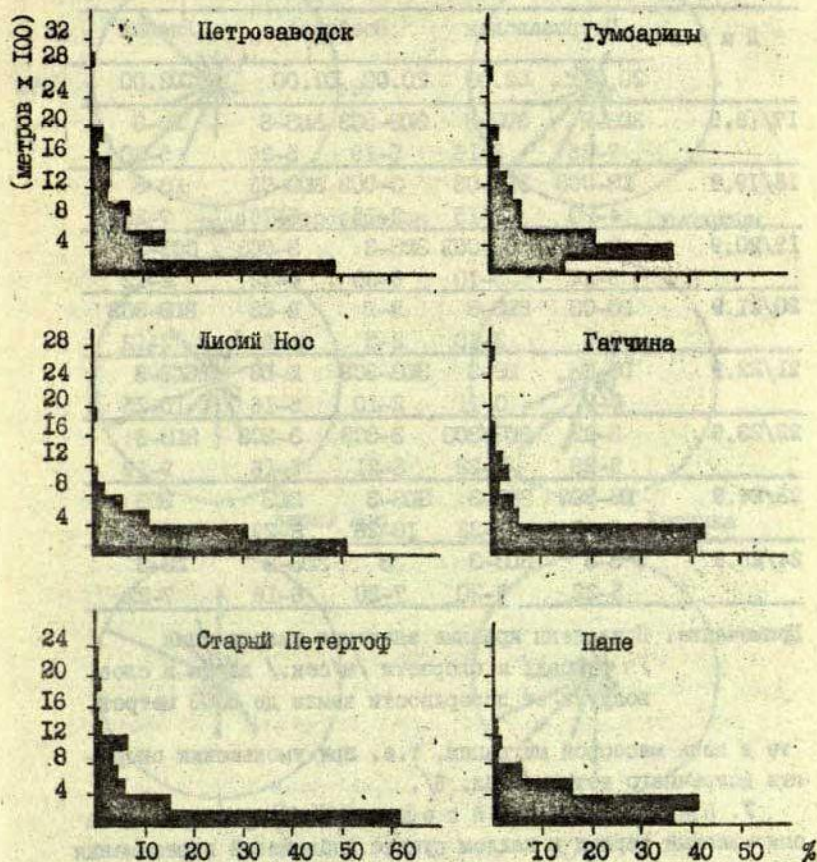


Рис. 2. Высота ночной миграции птиц. Ордината - высота над землей. Абсцисса - процент птиц, пролетевших на данном уровне высот от общего числа отмеченных в пересчете на фронт в 1 километр.

Направление и скорость ветра на разных высотах
в начале и конце ночи по данным радиозондирования

Д а т а	Петрозаводск		Воейково		Линая
	20.00	02.00	20.00	02.00	02.00
17/18.9	ЗЮЗ-З 7-25	ЗЮЗ-З 5-16	ЗЮЗ-ЗСЗ 5-19	ЗЮЗ-З 5-26	КЗ-З 5-30
18/19.9	КЗ-ССЗ 4-20	ЗЮЗ-СЗ 3-15	З-ССЗ 2-15	ЗЮЗ-СЗ 5-18	КЗ-З 7-25
19/20.9	З-СЗ 5-24	СЗ-ССВ 5-10	ЗЮЗ-З 6-30	З-ССЗ 4-22	ССВ-З 2-12
20/21.9	КЗ-СЗ 2-6	ЗЮЗ-З 3-10	В-Ю 2-3	В-ЮЗ 1-6	ВКВ-ЗСЗ 2-12
21/22.9	КЗ-З 2-9	КЗ-З 0-11	ЗЮЗ-ЗСЗ 2-10	Ю-КЗ 5-16	ЗЮЗ-З 10-25
22/23.9	З-СЗ 9-20	ЗЮЗ-ЗСЗ 7-22	З-ЗСЗ 8-21	З-ЗСЗ 5-16	ЗЮЗ-З 9-19
23/24.9	КЗ-ЗСЗ 6-23	ЗЮЗ-З 6-22	ЗЮЗ-З 10-26	ЗЮЗ 8-29	ЗЮЗ 7-22
24/25.9	ЗЮЗ-З 5-22	ЗЮЗ-З 5-20	З 7-20	ЗЮЗ-З 6-18	КЗ-З 7-22

Примечание. Приведены крайние значения направления
/з румбах/ и скорости /м/сек./ ветра в слое
воздуха от поверхности земли до 3000 метров.

те в ночь массовой миграции, т.е. при уменьшении скорости встречного ветра /табл. 6/.

У. Направленность миграции. За описываемый период в каждом пункте наблюдений перемещения птиц происходили во всех направлениях компасного круга /рис. 3/. Вместе с тем, на приведённых рисунках чётко видны доминирующие направления пролёта. В Гумбариках, Гатчине и Паше суммарная картина направленности была очень сходной: 70% - 88% птиц перемещалось в направлениях юго-западной четверти компасного круга. Столь же отчётливо

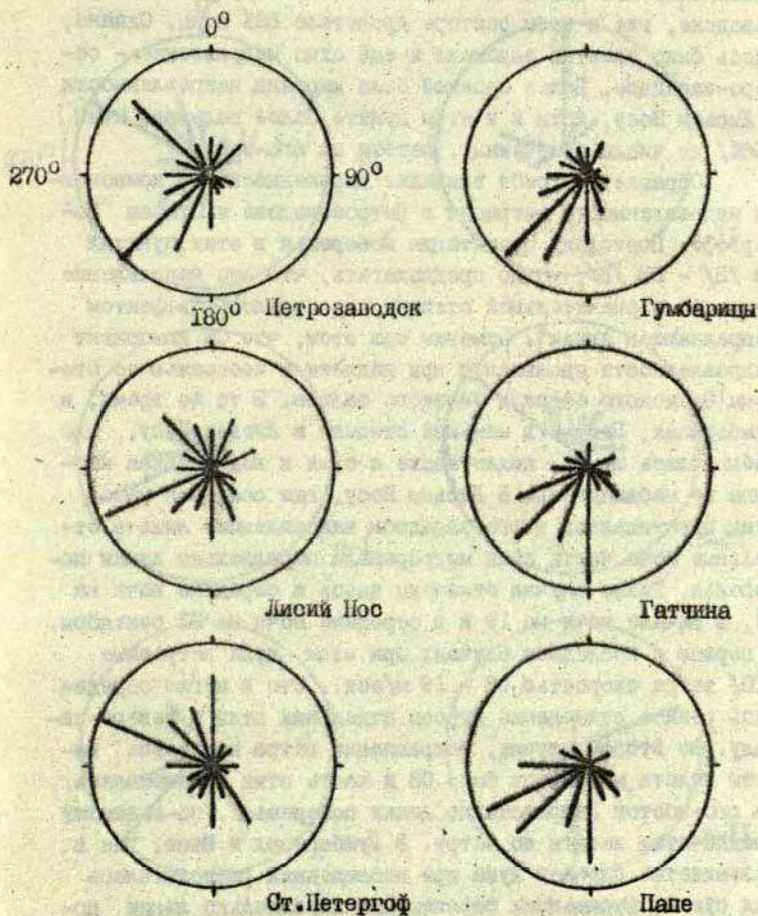


Рис.3. Направленность ночной миграции птиц в 6 пунктах в сентябре 1975 года. Длина вектора пропорциональна суммарной плотности миграции в $22^{\circ}5$ секторе направлений.

выделялась юго-западная направленность миграции в Петрозаводске, где в этом секторе пролетело 68% птиц. Однако, здесь было заметно выражено и ещё одно направление - северо-западное. Более сложной была картина направленности в Лисьем Носу, хотя и в этом пункте более половины птиц /56%/ из числа отмеченных, летели на юго-запад.

Обращает на себя внимание выраженность СЗ компонента направленности миграции в Петрозаводске и Старом Петергофе. Поскольку ориентация побережья в этих пунктах СЗ /З/ - ЮВ /В/, можно предполагать, что это направление миграции в значительной степени определялось "эффектом направляющей линии". Отметим при этом, что СЗ компонент направленности проявлялся при подлёте к побережью со стороны Онежского озера и Финского залива. В то же время, в Гумбарницах, Папе и в меньшей степени в Лисьем Носу, где наблюдались птицы, подлетавшие с суши к воде, такая картина не наблюдалась. В Лисьем Носу, где основная масса птиц перемещалась в юго-западном направлении, лишь в отдельные ночи часть птиц мигрировала параллельно линии побережья. Такие случаи отмечены здесь в середине ночи на 18, в начале ночи на 19 и в середине ночи на 22 сентября. В первом и последнем случаях при этом дули встречные /ЗЗ/ ветра скоростью 16 - 19 м/сек. Это и могло определить резкое отклонение курсов отдельных птиц к северо-западу. Во втором случае, направление ветра на уровне высоты полёта мигрантов было СЗ и часть птиц перемещалась на юго-восток /параллельно линии побережья/, по-видимому предпочитая лететь по ветру. В Гумбарницах и Папе, где в большинстве случаев луна при наблюдениях располагалась над сушей, выраженных перемещений параллельно линии побережья не наблюдалось и общая картина направленности здесь была весьма сходна с таковой в Гатчине. Можно предполагать, что в непосредственной близости от побережья могут иметь место локальные воздушные течения типа берегового бриза, которые оказывают дополнительное /к встречному ветру/ отклоняющее воздействие на мигрантов.

Наглядным примером влияния скорости ветра на на-

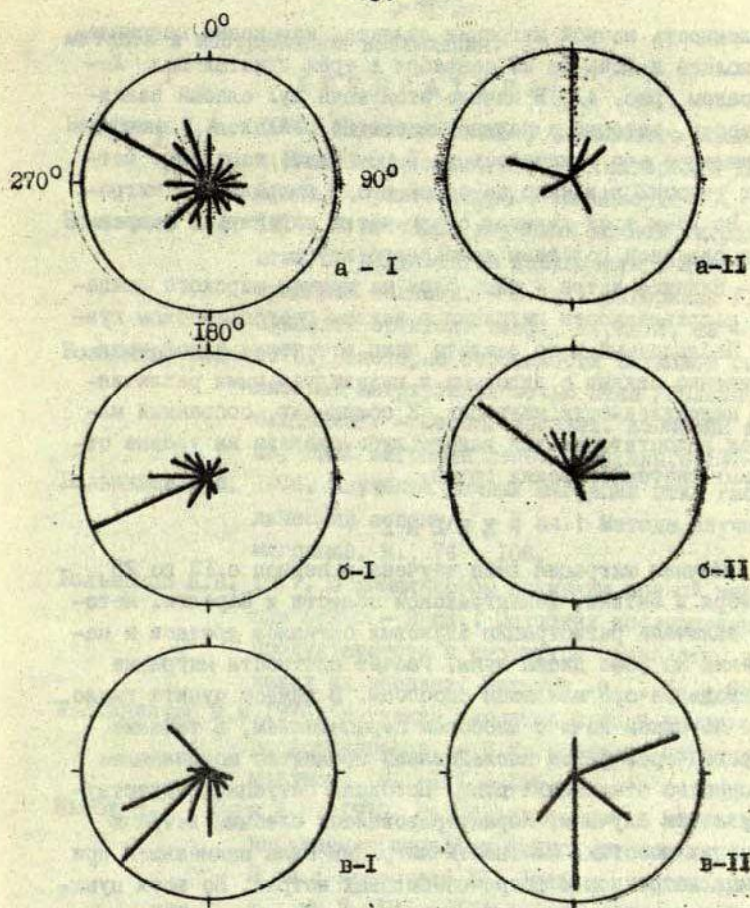


Рис. 4. Изменения направленности миграции птиц в течение ночи 21/22 сентября в 3 пунктах Ленинградской области: а - Старый Петергоф; б - Лисий Нос; в - Гатчина. Римскими цифрами указаны номера сеансов наблюдений. Длина вектора пропорциональна плотности миграции в $22^{\circ}5'$ секторе направлений.

правленность ночной миграции является изменение направления полёта в ночь на 22 сентября в трёх пунктах под Ленинградом /рис. 4/. В начале этой ночи дул слабый западный ветер, который к полуночи заметно усилился, причём направление его изменилось на Ю-ЮЗ. Такое изменение ветровых условий повлекло за собой смену направления миграции. Во всех трёх пунктах стали чётко выделяться направления северной половины компасного круга.

Влияние ветра — лишь одна из причин широкого диапазона направленности миграции в каждом географическом пункте. Наблюдаемый веер разлёта птиц в течение одной ночи несомненно связан с видовыми и индивидуальными различиями в направленности миграции. К сожалению, собранный материал недостаточен для какого либо-анализа на уровне отдельных систематических групп.

Р Е З Ю М Е

Ночная миграция птиц изучена в период с 17 по 25 сентября в Латвии, Ленинградской области и Карелии. Методика включала регистрацию звуковых сигналов дроздов и наблюдения на фоне диска луны. Расчёт плотности миграции производился оригинальным способом. В каждом пункте имело место по одной ночи с массовым перемещением, в течение которого через район исследований пролетело подавляющее большинство отмеченных птиц. Погодная ситуация, сопутствующая этим случаям, характеризовалась слабыми ветрами на разных высотах. Плотность миграции была наименьшей при сильных встречных и встречно-боковых ветрах. Во всех пунктах большинство птиц мигрировало на высотах до 800 метров. Средняя высота миграции колебалась между отдельными пунктами от 240 до 520 метров. Большинство птиц мигрировало в ЮЗ направлении. В некоторые ночи в отдельных пунктах наблюдалась также миграция в СЗ направлении.

Результаты исследований ночной миграции птиц, проводимых синхронно несколькими наблюдателями, намного зависят от их подготовленности, а также степени унификации

методов и инструментов наблюдения.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Бауманис Я.А. 1976. Наземные птицы у плавающего маяка в Балтийском море. - В кн.: Материалы IX Прибалт. орнитол. конф., Вильнюс, 17-20.
- Большаков К.В. 1970. К методике изучения ночной миграции птиц по результатам наблюдений в Ленинградской области. - В кн.: Материалы VII Прибалт. орнитол. конф., Р., кн. 2, 62 - 65.
- Большаков К.В. 1975. Некоторые особенности звуковой сигнализации мигрирующих ночью птиц /полевые наблюдения/. - Сообщ. Прибалт. комиссии по изучению миграций птиц, Тарту, вып. 9, 137-147.
- Большаков К.В. 1976. Изучение ночных миграций птиц /методический аспект/. - В кн.: Методы изучения миграций, М., 76 - 106.
- Большаков К.В. 1977. О комплексном изучении ночной миграции птиц. - В кн.: Методики исследования продуктивности и структуры видов птиц в пределах их ареалов, Вильнюс, ч. I, 56 - 69.
- Жалакявичюс М.М. 1976. Изучение миграций птиц с помощью радиолокаторов. - В кн.: Методы изучения миграций, М., 147 - 156.
- Якоби В.Э., Игги А.И. 1970. Радиолокационные и визуальные наблюдения перелёта синьги на линьку. - В кн.: Материалы VII Прибалт. орнитол. конф., Р., кн. 3, 101 - 104.
- Lowery G.H., Newman R.J. 1955. Direct studies of nocturnal migration. - In: Recent studies in Avian Biology /ed. A. Wolfson/. Urbana, Illinois Univ. Illinois Press, 238 - 263.
- Nisbet I.C.T. 1959. Calculation of flight direction of birds, observed crossing the face of moon. - Wils. Bull., v. 71, 237 - 243.
- Nisbet I.C.T. 1961. Studying migration by moon watching. Bird - Migration. N 2, 38 - 42.

Wolf H. 1967. Vogelzugbeobachtungen von der Mondscheibe
Herbst 1966. - Nachrichtenbl. vereine Stern-
freunde, Bd. 16, N 1 - 3, 4 - 6.

PUTNU NAKTS MIGRĀCIJA "BALTĀS - BALTIJAS JŪRAS
PĀRLIDOJUMU CEĻĀ" 6 PUNKTOS 1975. GADA SEPTEMBRĪ

J. Baumanis, K.V. Bolšakovs, N.V. Lapšins, S.P. Rezvijs
S.V. Sazonovs, V.V. Jakovļevs

LPSR ZA Bioloģijas institūts, Ļeņingradas universitāte,
PSRS ZA Karēlijas filiāle, Petrozavodskas universitāte

K O P S A V I L K U M S

Putnu nakts migrācija pētīta no 17. līdz 25. sep-
tembrim Latvijā, Ļeņingradas apgabālā un Karēlijā. Novē-
rojumi aptvēra meža strazdu balss signālu uzskaiti, kā
arī migrējošo putnu siluetu registrāciju uz Mēness diska
fona. Migrācijas blīvuma aprēķināšanai izmantota originā-
la metode. Katrā novērošanas punktā tika atzīmēta pa vie-
nai naktij ar liela apjoma migrāciju, kuras laikā šo ra-
jonu šķērsoja visā novērojumu periodā šeit atzīmēto put-
nu lielākā daļa. Laika apstākļus attiecīgi šajās naktīs
raksturoja neliels vējš dažādos augstumos. Vismazākais
migrācijas blīvums konstatēts naktīs ar stipru pretvēju
vai vēju no ziemeļiem. Visos novērošanas punktos vairums
putnu migrēja līdz 800 metru augstumam. Vidējais migrē-
šanas augstums atsevišķos punktos svārstījās no 240 līdz
520 metriem. Lielākā daļa putnu lidoja dienvidrietumu
virzienā, kaut gan dažās naktīs tika atzīmēta arī kustī-
ba ziemeļrietumu virzienā.

Vairāku novērotāju vienlaicīgi veikto putnu nakts
migrācijas pētījumu rezultāti lielā mērā ir atkarīgi no
pašu novērotāju sagatavotības, kā arī novērošanas metožu
un instrumentu unificētības pakāpes.

NOCTURNAL MIGRATION OF BIRDS IN SIX OBSERVATION
POINTS OF "WHITE - BALTIC SEA MIGRATORY ROUTE"
IN SEPTEMBER 1975

Baumanis J., Bolshakov K.V., Lupshin N.V., Rezy S.P.,
Suzonov S.V., Yakovlev V.V.

Institute of Biology of the Academy of Sciences of the
Latvian SSR, Leningrad University, Karelian branch of
the Academy of Sciences of the USSR, Petrosavodsk
University

S U M M A R Y

The nocturnal migration of birds was studied from 17 to 25 September in Latvia, Leningrad region and Karelia. The investigation technique consisted of counting sound signals of thrushes as well as the observations by means of moon-watching. The calculation of the density of migration was based on original method. One night with mass movement occurred in every point, during which the vast majority of all birds observed in each point passed through. As a rule the weather situation accompanying these events was characterized by weak winds on different heights. Density of migration was minimal during the strong opposite and side winds. The majority of birds migrated on heights to 800 m. The mean height of migration fluctuated from 240m to 520 m between different observation points. Movements towards SW comprised the majority of birds, although there were nights in some of the observation points with rather striking migration towards NW too.

The results of simultaneous investigations of night migration carried out by numerous observers considerably depend on degree of unification of methods and equipment used.

РЕДКИЕ ВИДЫ ПТИЦ, ОТЛОВЕННЫЕ В ПАПЕ
В ТЕЧЕНИЕ 10 ЛЕТ /1966-1975/

PAPE 10 GADU LAIKĀ /1966-1975/ NOĶERTĀS
RETĀS PUTNU SUGAS

RARE SPECIES OF BIRDS TRAPPED IN PAPE
DURING 10 YEARS /1966-1975/

Бауманис И.А.,
Институт биологии АН ЛатвССР

В данном сообщении представлены сведения о редких для республики видах птиц, обнаруженных во время регулярного осеннего массового отлова на восточном побережье Балтийского моря в поселке Папе /1966-1975 гг./, а также в камышах прибрежной зоны озера Папе /1970-1972 гг./. Периоды отлова и общее количество отловленных птиц по годам следующее:

1966 г. - 5 - 6 X и 2I - 23 X /517 птиц/; 1967 г. - 16 VIII - 18 X /18883/; 1968 г. - 29 VIII - 1 XI /8848/; 1969 г. - 6 IX - 5 XI /16821/; 1970 г. - 8 VIII - 21 X /16432/; 1971 г. - 11 VIII - 21 X /16504/; 1972 г. - 22 VII - 25 X /13819/; 1973 г. - 4 IX - 23 X /19510/; 1974 г. - 22 VIII - 4 XI /55948/; 1975 г. - 3 IX - 27 X /57034/.

Около побережья моря отлов осуществлялся большой ловушкой /начиная с 1968 г./ и ставными сетями, а в озере - только ставными сетями.

Luscella luscinioidea /Bavi/
Новый вид в фауне Латвии /Руте, 1971/.

1970 г. - 2 экз. /31 VIII - 1; 21 IX - 1/
1971 г. - 48 экз. / 12 VIII - 3 X/;
1972 г. - 18 экз. / 2 VIII - 3 X/.

Loxustella certhiola /Pall./

Новый вид в фауне Латвии и также в Прибалтике.

1971 г. - I экз. /15 IX/.

Asrocercalvus paludicola /Vieill./

1970 г. - 4 экз. /29 VIII - I; 13 IX - I; 16 IX - I;
23 IX - I/.

1971 г. - I экз. /12 VIII/.

1972 г. - 6 экз. /25 VII - 2; 28 VII - I; 2 VIII - 2;
3 IX - I/.

Phylloscopus inornatus /Blyth/

Новый вид в фауне Латвии /Блум, 1970/.

1967 г. - 6 экз. /17 IX - I; 3 X - I; 6 X - I; 10 X -
2; 15 X - I/.

1968 г. - I экз. /3 X/.

1969 г. - 4 экз. /26 IX - 2; 1 X - I; 19 X - I/.

1971 г. - I экз. /19 IX/.

1974 г. - 4 экз. /22 IX - I; 24 IX - I; 25 IX - I;
7 X - I/.

1975 г. - 3 экз. /2 X - I; 4 X - I; 11 X - I/.

Phylloscopus proregulus /Pall./

Новый вид в фауне Латвии /Блум, 1970/.

1967 г. - I экз. /13 X/.

Regulus ignicapillus /Temm./

1967 г. - I экз. /13 X/.

1968 г. - I экз. /2 X/.

1969 г. - I экз. /4X/.

1970 г. - 3 экз. /1 X - I; 9 X - I; 17 X - I/.

1971 г. - I экз. /24 IX - I/.

1975 г. - I экз. /12 IX/.

Loxia leucoptera Brehm

1974 г. - 3 экз. /22 IX - I; 24 IX - I; 23 X - I/.

Emberiza pusilla Pall.

Новый вид в фауне Латвии.

1972 г. - I экз. /5 X/.

Emberiza rustica Pall.

Новый вид в фауне Латвии.

1975 г. - I экз. /17 IX/.

ЛИТЕРАТУРА

- Блум П.Н. 1970. Пеночка - зарничка *Phylloscopus inornatus* /Blyth/ и корольковая пеночка *Ph. proregulus* /Pall./ новые виды птиц в фауне Латвии, -
Zool.миз.гаксти N 5,99.
- Руте Ю.Я. 1971. Соловиный сверчок *Locustella luscinioides* /Savi/ - новый вид птиц в фауне Латвии. -
Zool.миз.гаксти, N 7,140.

НЕКОТОРЫЕ ОРНИТОФАУНИСТИЧЕСКИЕ РЕДКОСТИ
НА РЫБОВОДНЫХ ПРУДАХ ЛАТВИИ

DAĻĀI ORNITOFUNISTISKI RETUMI LATVIJAS
ZIVJU DĪKOS

SOME ORNITHOFAUNISTICAL RARITIES ON THE
FISH PONDS OF LATVIA

Бауманис Л.А.

Институт биологии АН Латвийской ССР

П о р у ч е й н и к /*Tringa stagnatilis* Bechst./.

Два раза на одном из прудов рыбсовхоза Нагли /Резекненский район/ на гнезде поймана насиживающая особь: 27.05.74. и 09.05.75. Это новый вид птиц в фауне Латвии и первый случай гнездования его вблизи Балтийского моря.

В 1976 г. гнездование поручейника отмечено также в Ленинградской области /письменное сообщение Г.А.Носкова/. Кроме того, в соседних территориях нашей республики этот вид отмечен /без указаний на гнездование/: в Эстонии /Kumari, 1954/, в Финляндии /Iso-livari, 1976/, в Швеции /SOF, 1970/.

Ч е р н о г о л о в ы й х о х о т у н /*Larus ichthyaetus* Pall./.

28.05.74. на одном из прудов рыбсовхоза Нагли /Резекненский район/ в стае, состоящей из 16 птиц /10 *Larus argentatus* Pont., 6 *L. ridibundus* L./, были отмечены также 2 особи черноголового хохотуна в наряде, характерном для взрослых птиц, что является первым случаем обнаружения этого вида в Латвии и в Прибалтике.

Другими ближайшими к нам территориями, где отмечены залёты черноголового хохотуна, являются Псковская область /Дементьев, 1951/ и Швеция /SOF, 1970/.

Краснозобая казарка /*Branta ruficollis* /Pall.//.

Одна особь этого вида отмечена 15.04.72. на прудах в Вергале /Диепайский район/ в стае других водоплавающих птиц /67 *Cygnus cygnus* /L.//, 20 *Anas penelope* L., 4 *A. querquedula* L., 10 *A. crecca* L./. Это вторая встреча краснозобой казарки в Латвии. Первая встреча относится к началу этого века /Grosse, Transehe, 1929/.

ЛИТЕРАТУРА

Дементьев Г.П. 1951. Птицы Советского Союза, М., т.3.

Grosse A., Transehe N. 1929. Austrumbaltijas mugurkaulaino saraksts. R.

Iso-Iivari L. 1976. Check-list of the birds of northern Europe. *Ornis Fennica*, v 53, 57-69.

Kumari E. 1954. Eesti NSV linnud. Tallinn.

SCF. 1970. Förteckning över Sveriges fåglar. Stockholm.

СТРУКТУРА ПОСЕЛЕНИЙ ОБЫКНОВЕННОЙ ПОЛЁВКИ
MICROTUS ARVALIS PALLAS

Зоренко Т.А.

Музей зоологии ЛГУ им.П.Стучки

Обыкновенная полёвка *Microtus arvalis* Pall. как показано в ряде экологических исследований /Frank, 1954; Башенина, 1962/ живет семьями, состоящими из самки и её выводка. Семья, разрастаясь за счет молодняка, образует колонию, население которой может включать в себя 3-4 поколения животных. Положение самцов окончательно не определено. Франк /Frank, 1954/ исключает их из состава семьи, считая, что самец не привязан ни к определённой участку территории, ни к норе, ни к семье. Отсюда предполагается, что основной единицей в популяции обыкновенной полёвки является семья самки, тип структуры видовой популяции - "одиночно-семейный". Но, по-видимому, данный вывод нельзя считать удовлетворительным, ибо семья самки сама по себе функционировать не может. Кроме того, не ясна роль самцов в структуре поселения. Наконец, существование колоний или "больших семей" у полёвок указывает на более сложную организацию их жизни. Следует также отметить, что имеющиеся сведения по биологии данного вида не позволяют определить форму эволюционной структуры популяции согласно существующим классификациям /Fisler, 1969; Смирин и Смирин, 1974; Наумов, 1975/.

Целью нашей работы является изучение отдельных поселений 46-хромосомной обыкновенной полёвки, рассмотрение их половой, возрастной, пространственной и эволюционной структуры. Для этого были выбраны два наиболее распространенных типа естественных поселений полёвок: летне-осенние, характерные для открытых стадий и расположенные на сельскохозяйственных угодьях, и зимне-весенние группировки, обнаруженные в овощных хранилищах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Изучение летне-осенних поселений обыкновенной полёвки проводилось в Елгавском и Рижском районах ЛатвССР на полях, засеянных культурными злаками /рожью, ячменем/, в период с июня по октябрь. Зверьков отлавливали во время полной раскопки нор. Зимне-весенние поселения изучались в Тукумском районе с февраля по май. Из буртов полёвок отлавливали при перекладке овощей /моркови и свеклы/. За время работы /1974-1977 гг./ было отловлено 180 полёвок из восьми летних группировок и 265 особей - из девяти буртов.

При исследовании полёвок из естественных поселений фиксировали пол, возраст, физиологическое состояние отдельных особей, учитывали также пространственное распределение животных разного пола и возраста в группировках. Возраст полёвок определялся комплексно: по размерам тела, весу, состоянию половых органов и краниологическим измерениям по методике Н.В.Башениной /1953/.

Для выяснения характера взаимоотношений между полёвками из одного и из разных поселений использовался метод попарного ссаживания зверьков на "нейтральной" территории /размеры экспериментального садка 40 x 20 x 25 см/. Во время опыта регистрировали три группы контактов, описанных нами ранее /Зоренко, 1975/: ознакомительные, дружелюбные и агонистические. Проведено две серии опытов: 1-ая серия - ссаживание полёвок, обитающих в одном поселении на поле или в одном бурте; всего проведено 80 экспериментов со взрослыми и молодыми полёвками обоих полов; 2-ая серия - ссаживание полёвок, отловленных в разных поселениях, - проведено 59 опытов. В экспериментах попарного ссаживания использовано 200 особей разного пола и возраста. Каждую особь брали в опыт два /редко три/ раза. Поскольку в отдельном летнем поселении мы отлавливали обычно одного взрослого самца, то поэтому встречи между взрослыми знакомыми самцами проводились только для поселений из буртов. В группу взрослых полёвок входили особи в возрасте 4-9 месяцев, в группу молодых - особи в возрасте 1-2-х месяцев.

Взаимоотношения полёвок в естественных группировках

Известно, что у полёвок рода *Microtus* реакции на чужака отличаются от реакций на знакомую особь /Креба, 1970; Ивакина, 1974; Зоренко, 1975/. Этот критерий используется нами для доказательства самостоятельности отдельных поселений обыкновенной полёвки.

Анализ полученного материала убедительно показывает, что поведение полёвок /самцов, самок, взрослых и молодых/ четко различается по признаку "чужой - знакомый". Все три группы контактов представлены в разных соотношениях при встрече полёвок из одного поселения /"знакомых"/ и из разных поселений /"чужих"/. В целом следует отметить, что у знакомых особей больше ознакомительных и дружелюбных контактов и совсем незначительна доля агонистических элементов. У чужих полёвок это соотношение обратное, т.е. больше агонистических и меньше дружелюбных контактов /рис. 1 и 2/.

Влияние пола на взаимоотношения полёвок. Пол по-разному влияет на каждую группу контактов. Ознакомительные элементы фактически не зависят от пола животных. Средняя величина их одинакова у самцов и самок, причем как знакомых, так и чужих. Доля дружелюбных контактов значительно больше у самок, чем у самцов. Половые различия достоверны для взрослых знакомых друг с другом полёвок / $P < 0,001$ /, а также для чужих взрослых и молодых особей / $P < 0,01$ /. Процент агонистических элементов, наоборот, значительно больше у самцов, чем у самок. Так, даже у знакомых друг с другом взрослых самцов из буртов агонистические контакты составляют 21,8%, в то время как у знакомых взрослых самок - всего 1,8% / $P < 0,001$ /. У молодых самцов и самок эта группа контактов достоверно не различается.

Влияние возраста на взаимоотношения полёвок. Анализ результатов ссаивания полёвок на нейтральной территории показывает, что наиболее существенно возраст влияет на поведение самцов. У молодых и взрослых самцов достоверно различаются все 3 груп-

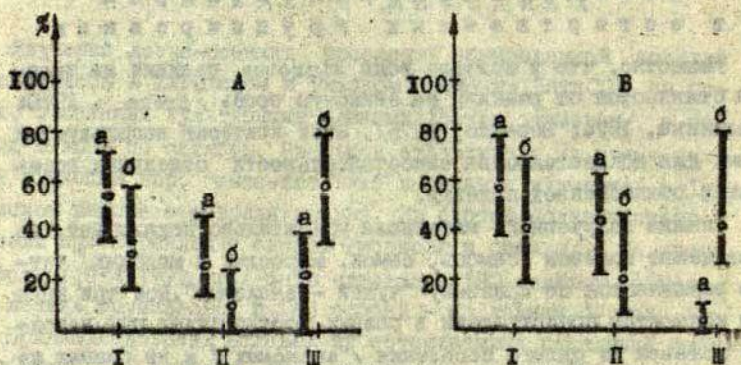


Рис. 1. Процентное соотношение трёх групп контактов при встрече знакомых /а/ и незнакомых /б/ взрослых особей обыкновенной полёвки

А - самцы

Б - самки

○ — средняя величина
— пределы варьирования

I - ознакомительные контакты

II - дружелюбные контакты

III - агрессивные контакты

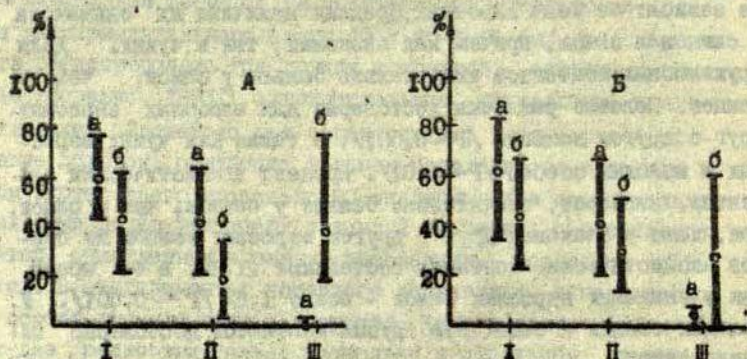


Рис. 2. Процентное соотношение трёх групп контактов при встрече знакомых /а/ и незнакомых /б/ молодых особей обыкновенной полёвки. Обозначения те же, что на рис. 1

ны контактов, причем это характерно и для знакомых, и для чужих особей. Поведение знакомых друг с другом самок не зависит от возраста. Возрастные различия проявляются лишь при встрече незнакомых самок. В целом следует отметить, что у молодых полёвок доля ознакомительных и дружелюбных контактов больше, чем у взрослых. Кроме того, молодые животные менее агрессивны по сравнению со взрослыми. У знакомых молодых полёвок агонистические элементы составляют всего 0,5% для самцов и 1,2% для самок. При встрече молодых, но не знакомых друг с другом полёвок обоих полов агрессивность возрастает. Так, у чужих самцов агонистические контакты составляют уже 38,0%, а у самок - 27,8%.

Полученные результаты показывают, что фактор знакомства влияет не только на общее количество контактов, относящихся к трем категориям, но и на частоту использования отдельных элементов группового поведения /табл. I/.

На основании имеющихся данных можно сделать вывод, что внутри одной группировки между её членами преобладают ознакомительные и дружелюбные отношения. Любая полёвка /независимо от пола и возраста/, не относящаяся к данному поселению, воспринимается как чужак и встречается агрессивно. Это значит, что в пределах одного поселения полёвки знакомы друг с другом и поддерживают мирные контакты.

Л е т н е - о с е н н и е п о с е л е н и я о б ы к н о в е н н о й п о л ё в к и н а п о л я х

Изучение пространственного расположения нор и их поселения показывает, что обыкновенные полёвки живут не сплошными массами на полях, а образуют четко ограниченные поселения, обычно отстоящие друг от друга на 200 и более метров. Учитывая тот факт, что полёвки относительно малоподвижны /Башенина, 1962; Никитина, Меркова, 1963/, сильно привязаны к своим участкам, можно предположить самостоятельное и в значительной степени независимое существование отдельных поселений. Это подтверждается также опытами попарного осваивания полёвок на нейтральной территории, которые показывают, что характер взаимоотношений между полёвками

Таблица I

Частота элементов группового поведения при ссаживании взрослых особей обыкновенной полёвки на нейтральной территории

НАЗВАНИЕ ЭЛЕМЕНТА	САМЦЫ				САМКИ			
	ЗНАКОМЫЕ		НЕЗНАКОМЫЕ		ЗНАКОМЫЕ		НЕЗНАКОМЫЕ	
	n = 18		n = 24		n = 24		n = 15	
	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	σ	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	σ	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	σ	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	σ
Назо-назальное обнюхивание	11,2 \pm 0,66	2,50	4,8 \pm 0,58	2,64	10,9 \pm 0,65	3,18	6,3 \pm 0,80	3,10
Назо-анальное обнюхивание	5,1 \pm 0,81	3,62	3,4 \pm 0,52	2,57	4,0 \pm 0,58	2,85	2,3 \pm 0,42	1,63
Грумминг	2,7 \pm 0,64	2,72	1,2 \pm 0,37	1,79	4,0 \pm 0,71	3,46	2,1 \pm 0,64	2,67
Следование	4,4 \pm 0,66	2,79	1,6 \pm 0,33	1,64	4,8 \pm 0,61	2,99	4,3 \pm 0,73	2,61
Скучивание	0,4 \pm 0,15	0,62	-	-	0,9 \pm 0,20	0,99	единично	-
Противостояние	2,7 \pm 0,65	2,78	6,6 \pm 0,75	3,69	единично	-	1,9 \pm 0,48	1,67
Стойка	0,6 \pm 0,22	0,92	1,5 \pm 0,34	1,67	-	-	0,7 \pm 0,34	1,33
Бегство	0,4 \pm 0,14	0,76	1,8 \pm 0,46	2,25	единично	-	0,3 \pm 0,16	0,62
Выпады	0,6 \pm 0,28	1,20	1,6 \pm 0,33	1,64	единично	-	1,9 \pm 0,38	1,46
Атака	1,1 \pm 0,36	1,53	6,6 \pm 0,83	4,05	-	-	2,3 \pm 0,67	2,60
Преследование	единично	-	1,2 \pm 0,29	1,62	-	-	0,4 \pm 0,13	0,51
Боксирование	0,4 \pm 0,14	0,58	2,0 \pm 0,68	3,52	-	-	единично	-

Примечание: \bar{x} - средняя арифметическая; $S_{\bar{x}}$ - средняя ошибка; n - число опытов; σ - среднее квадратическое отклонение

членами одного поселения — сильно отличается от характера отношений, которые наблюдаются при встрече представителей из разных поселений.

Интересным представляется нам вопрос о степени родства между отдельными членами поселения. У нас нет прямых доказательств их близкого родства, но косвенные данные позволяют предположить его. Так, для обыкновенной полёвки характерен минимальный весенний уровень численности популяции. В мае-июне мы встречаем лишь отдельные жилые норы полёвок, нередко далеко отстоящие одна от другой. По нашим данным, в это время на одну взрослую самку приходится один взрослый самец. Структура поселения в этот период наиболее проста — самец, самка и её первый выводок. С июня по август происходит значительный подъем численности. Поселение разрастается как по числу входящих в него особей, так и по размерам территории. В августе-сентябре в поселении насчитывается от 5 до 20 молодых и взрослых полёвок без учета новорожденных. По данным Николаевского /1918/ население одной "колонии" может состоять к осени из трёх поколений и достигать 20 зверьков. Эту картину отражают также данные учета. На рисунке 3 показаны колебания численности полёвок по сезонам /1970-1975 гг. — данные учета санэпидемстанции г.Риги/ в Елгавском районе. Таким образом, возможно, что каждое поселение образуется за счет одной пары зверьков и представляет собой в значительной степени родственную группу. Ряд других доказательств родства членов поселения будет приведен ниже.

При раскопке нор в поселениях обыкновенной полёвки / в августе/ нам удалось выяснить, что основное их население представлено половозрелыми самками, живущими в отдельных норах. Они составляют в среднем 18,0%. Большая часть самок участвует в размножении /16,3%. Молодые неполовозрелые полёвки в возрасте от 25 до 50 дней составляют 10,6%. Доля взрослых размножающихся самцов небольшая — 5,0%. В этот период, на который приходится максимум размножения, значительную часть населения составляют новорожденные — 66,4 %.

В сентябре-октябре состав поселения несколько меняется.

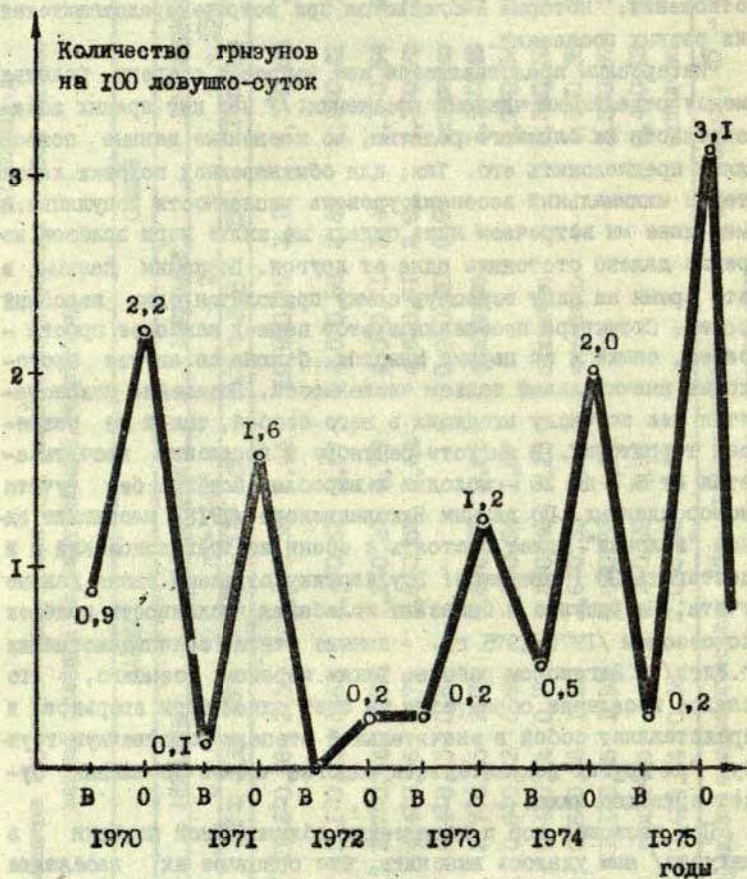


Рис. 3. Колебания численности обыкновенной полёвки по сезонам /В - весна, О - осень/ в Блудском районе с 1970 по 1975 год

Уменьшается число новорожденных. Хотя самки ещё продолжают размножаться, но смертность среди детёнышей увеличивается в связи с ухудшением погодных условий и кормовой базы. Так, в гнездах самок мы находили полусъеденных или мертвых детёнышей. Доля молодых животных в возрасте до двух месяцев в это время, наоборот, увеличивается. Они составляют более 50,0%. Молодые особи живут либо вместе с самкой в одной норе, либо отдельно, но совместно одним выводком, который не распадается, несмотря на значительный возраст зверьков. И, наконец, уменьшается процент взрослых самцов, в некоторых поселениях они могут совсем отсутствовать.

Летом самка живёт со своим выводком в самостоятельной норе, рядом могут находиться ещё 1-2 небольшие кормовые или защитные норки, все они связаны системой тропинок. Расстояние между отдельными гнездовыми норами размножающихся самок в изученных поселениях составляет в среднем 30 м /от 10 до 50 м/. Норы молодых полёвок отстоят от нор некоторых взрослых самок в среднем на 10 м /от 4 до 15 м/. Мы предполагаем, что они представляют собой отселившийся выводок этой самки.

Наблюдения в поле показывают, что если у самки не наступает новая беременность, то её подростки выводок остаётся жить с ней в одной норе. Так, мы нередко находили выводки в возрасте 1-2-х месяцев вместе с самкой. Осенью это становится правилом, молодые полёвки в этот период не расселяются.

Если у самки была повторная беременность, то при рождении второго выводка она отселяется от своего первого помёта. Но следует отметить, что нередко один или два зверька из предыдущего выводка остаются жить с матерью и после рождения нового потомства. При этом происходит усложнение семьи. В качестве таких "приживалок" могут быть особи обоих полов, но чаще всего это самки. Лабораторные наблюдения показывают, что они выполняют роль "няньки" и наряду с самкой заботятся о молодняке. В ряде случаев самка вообще не выселяется из норы, а лишь усложняет её, выкопав дополнительные ходы и новую гнездовую камеру. Тогда в одной части

норы живут молодые прошлого выводка, а в другой — она сама и новорожденные. Так, в одной норе мы отлавливали до 14 зверьков: лактирующую самку, 4-х молодых полёвок /2-х самцов и 2-х самок/ и 9 детёнышей в 8-дневном возрасте.

Таким образом, семья может быть различной по структуре: простая /самка и её выводок/, усложненная /самка, новый выводок и часть прошлого помёта/ и большая семья, состоящая из самки и разных её выводков. Возможно и ещё одно усложнение — коллективная семья — это совместная жизнь двух самок одного или разных возрастов, при этом у каждой самки имеется свой выводок. Размеры общих выводков — 9-12 детёнышей. На существование двойных выводков и коллективной семьи у обыкновенной полёвки указывает ряд авторов /Frank, 1964; Башенина, 1962/. Такую семью могут образовать мать и дочь, а чаще самки-сестры, но обязательно это родственные полёвки. Наши наблюдения показывают, что чужие взрослые самки не могут создать совместную семью.

На территории поселения мы обычно отлавливали одного самца, реже двух. Самец может жить в самостоятельной гнездовой норе, но, по-видимому, постоянно её не придерживается, а часто посещает разных самок и возможно живет некоторое время в их норах. Нам приходилось отлавливать самцов в норах вместе с самкой и её полувзрослыми или молодыми детёнышами. В поселении на одного самца обычно приходится от 1 до 5 самок, что зависит от продолжительности существования данной группировки. Во время пика размножения соотношение полов составляет 3,4 /это число отражает отношение общего числа самок к общему числу самцов, отловленных за определенный период/. Более низкую численность самцов в период наиболее интенсивного размножения отмечают и другие авторы. Демчевская-Андреевская и Набагло /1974/ указывают, что колебания численного соотношения самок и самцов происходит в пределах от 3,02 /в июле/ до 0,7 /зимой/. Низкую численность самцов эти авторы считают благоприятным условием для выращивания молодого поколения. Малую долю взрослых половозрелых самцов у обыкновенной полёвки отмечает и Рейштейн /Reichstein, 1960/. Причиной этого он считает

полную несовместимость и неуживчивость самцов, достигших половой зрелости.

Результаты опытов попарного осаживания полёвок показывают, что для взрослых самцов характерна высокая агрессивность и соответственно большой процент агонистических контактов. Изучение формирования искусственных группировок также свидетельствует о несовместимости взрослых самцов. Поэтому основной причиной низкой численности самцов в поселениях обыкновенной полёвки на полях можно считать высокую агрессивность последних в отношении друг к другу. Регуляция их численности, по-видимому, происходит в 3-х случаях: в период весеннего выселения на поля из разных мест зимовок /стогов, мелиоративных канав, буртов и др./, при изгнании чужаков с уже занятой территории и в отношениях взрослых самцов /основателей поселения/ со своими подростками сыновьями. Малый процент самцов, вероятно, является необходимым условием нормальной жизнедеятельности поселений обыкновенной полёвки и соответствует оптимальной структуре населения этого вида.

Исходя из того факта, что все или большая часть самок в поселении в период с июля по сентябрь является беременной или лактирует, а число самцов небольшое, то, очевидно, самец для поддержания размножения должен часто посещать связанных с ним самок. Это позволяет ему, с одной стороны, не пропустить период эструса, продолжительность которого у самок от 10 до 72 часов /Башенна, 1975 /, а с другой, - поддерживать необходимый для нормальной жизни уровень контактов не только с самками, но и с другими молодыми членами поселения. Покрытие самки часто происходит сразу после родов, поскольку отлов в природе самки одновременно лактирующей и беременной - явление обычное. Между тем после родов она очень агрессивна и с большим трудом подпускает к себе чужого самца. Высокий уровень агрессивности сохраняется и во время лактации. Подсадка взрослого чужого самца в клетку родившей или кормящей самки приводит к проявлению с её стороны жестоких форм агонистического поведения /атак с сильными укусами, хваток и преследования/, при этом са-

мец всегда убегает. Наоборот, встреча со знакомым самцом, как показывают наблюдения в искусственных группировках, не вызывает проявления агрессивности у родившей самки. Даже во время родов самец может находиться с самкой в одном гнезде, облизывать и обогревать детёнышей. Между самцом и самкой наблюдаются такие элементы поведения как скучивание и груминг. В этом случае спаривание происходит без осложнений в первые 2-3 часа после родов.

Таким образом, наличие постоянных контактов между самцом и самкой очень важно для осуществления размножения. При рассмотрении взаимоотношений полов в поселении обыкновенной полёвки следует различать два типа связей. По-видимому, у полёвок могут быть постоянные сексуальные связи в том смысле, что каждая самка за время существования группировки спаривается с одним самцом, и в то же время самец, имеющий возможность размножаться, спаривается с определённым ограниченным числом самок. Семейные связи у полёвок являются только временными. В данном случае мы имеем дело с настоящей семьей самки, в которую самец входит лишь на непродолжительное время. Но она функционирует не самостоятельно, а в пределах единой естественной группировки, в которой самец является важным объединяющим звеном.

Зимне-весенние поселения обыкновенной полёвки в буртах

В связи с тем, что обыкновенные полёвки могут размножаться зимой, мы рассмотрели также зимне-весенние поселения в буртах с целью выяснения их структуры. Бурты представляют собой штабеля овощей объемом 1м x 1,5м x 1,5м, покрытые сверху слоем соломы и песка. Это идеальные условия для существования зверьков: большие количества доступной пищи, наличие гнездового материала, хороший микроклимат и недоступность хищникам. Все эти факторы благоприятствуют образованию размножающихся поселений обыкновенной полёвки в буртах.

Численность населения бурта может быть различной - от 10 до 50¹ зверьков. Гнезда полёвок располагаются равно-

мерно и соединены системой ходов. Половое соотношение в буртах в период с марта по май составляет в среднем 1,4 /отношение общего числа самок к общему числу самцов/. Среди взрослых членов поселения соотношение самок и самцов равно 2,2. Следовательно, по сравнению с летними поселениями полёвок на полях /где соотношение полов - 3,4/ в буртах встречается большее количество взрослых самцов. В среднем они составляют 13,9%, но из них размножается только 7,0%, т.е. 1-2 особи в поселении. На каждого самца в малых поселениях /около 10 зверьков/ приходится по 1-2 половозрелых самки, в больших /от 30 до 50 особей/ - по 3-6 самок. Взрослые самки составляют в среднем 22,0% от всего населения бурта. Из них размножается только 13,6%. Отличительной особенностью зимне-весенних поселений является наличие в них определённого количества взрослых неразмножившихся полёвок: 2-4 самцов и 4-6 самок. Это характерно для больших поселений.

Возрастной анализ самцов, проведенный по измерениям черепа, показывает, что в группировках из буртов обычно имеется один самец в возрасте 6-9 месяцев. Остальные самцы всегда моложе 6 месяцев и делятся на 2-3 поколения. Эти самцы не могли быть вселенцами в созданные осенью бурты /в сентябре-октябре/. Их внедрение в более позднее время, очевидно, также исключается высокой агрессивностью самца-основателя. Значит, можно предположить наличие родственных отношений между входящими в поселение самцами. Анализ полового состояния самцов обыкновенной полёвки /табл. 2/ указывает на то, что самцы в буртах до шестимесячного возраста фактически не размножаются. Лишь в некоторых поселениях этого типа встречается второй размножающийся самец, относящийся ко 2-ой возрастной группе /4-6 месяцев/.

Ещё одной отличительной чертой буртового поселения является большое количество молодых полёвок в возрасте от 20 дней до 2-х месяцев, их доля увеличивается до 43,9%. Новорожденные в весенний период составляют всего 20,2%. На наш взгляд, основной причиной такого изменения состава поселений служит отсутствие в них расселения, что приводит

Возрастная и половая характеристика самцов
обыкновенной полёвки из буртовых поселений
/даны средние величины/

Возраст /в месяцах/	Число сам- цов	Длина тела /мм/	Длина се- менника /мм/	Вес се- менника /мг/	Длина семенных пузырьков /мм/
6 - 9	6	113,0	10,3	194,7	12,2
4 - 6	6	101,7	8,5	124,3	8,5
3 - 4	5	91,4	7,1	92,9	4,7
2 - 3	6	85,0	6,0	56,3	3,5

как к увеличению общего числа членов поселения, так и к изменению половой и возрастной структуры. Так, летнее поселение в период максимального разрастания /август - сентябрь/ состоит в среднем из 10,5 полёвок, в то время как буртовое /март-апрель/ имеет около 22,2 членов. Кроме того, в больших зимне-весенних группировках в этот период наблюдается снижение темпов размножения. Большая часть животных, особенно самок не размножается. Если летом в поселениях число размножающихся самок составляет 82,8% от общего количества самок, то в буртах - только 44,7%. Уменьшается и общее число новорожденных.

Итак, специфические условия обитания обыкновенных полёвок в буртах накладывает отпечаток на структуру поселения, но общая организация их жизни остаётся такой же, как и в группировках на полях. Это семьи самок, объединенные ограниченным числом самцов. Отношения между членами поселения мирные. Основную долю, как показывают опыты попарного осаживания, составляют ознакомительные и дружелюбные контакты. Агонистическое поведение выражено слабо и главным образом наблюдается у взрослых самцов. Об отсутствии агрессивности свидетельствует и тот факт, что на теле полёвок

мы не находим следов от укусов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение естественных поселений обыкновенной полёвки показывает, что они представляют собой элементарные размножающиеся группировки особей, по всей вероятности связанных родственными узлами. Это четко выраженные территориальные комплексы, стоящие на границе между такими внутриволюционными элементами как особь и собственно популяция. Рассмотренные поселения являются временными группировками, существование которых ограничивается периодом в 5-7 месяцев. Разрушение поселений полёвок на полях происходит во время уборки зерновых и перепахки земли. Буртовые группировки перестают существовать в результате разборки овощей. Наумов /1972, 1975/ предлагает подобные группы называть парцеллами. Флинт /1977/ для обозначения таких территориальных группировок, слагающих популяцию, использует термин "мерус".

Основу поселения составляют семьи самок, объединенные одним размножающимся самцом. Семья может быть различной сложности, в целом наблюдается тенденция к её улощению за счет нерасселившегося молодняка. Очевидно, можно сделать вывод, что именно эти поселения обыкновенной полёвки являются элементарными единицами популяции, а не отдельная семья в обычном понимании.

Поселение полёвок представляет собой тесное сообщество, члены которого поддерживают друг с другом опознавательные и дружелюбные контакты. Территория поселения активно охраняется от чужаков. Опыты попарного осаживания показывают, что реакция резидентов зависит, по-видимому, от того статуса, который занимает каждый из них. Наиболее агрессивными являются размножающиеся самцы. Высокоагрессивными могут быть и самки, их агрессивность особенно возрастает в период беременности и лактации.

Важным условием нормальной жизни поселения является малая доля входящих в него взрослых размножающихся самцов. Это достигается различными механизмами. В поселениях на по-

лях регуляция численности самцов осуществляется, по-видимому, за счет их выселения в период созревания. Поэтому мы не встречаем в летних группировках самцов старше 30-40 дней, не считая главного самца. По данным Наумова /1956/ среди кочевой части населения обыкновенных полёвок наибольший процент составляют именно молодые самцы II-ой весовой категории /15-25 г/. Наоборот, оседлую малоподвижную часть составляют взрослые /вес больше 25 г/ и совсем молодые самцы /до 15 г/.

В буртовых группировках наблюдается изменение полового состава в сторону увеличения процента взрослых самцов, но при этом в размножении они не участвуют. Таким образом, доля размножающихся самцов остаётся фактически такой же, как в поселениях на полях. Это достигается, очевидно, благодаря некоторой задержке полового созревания /см. табл. 2/ и нарушению стереотипа полового поведения у самцов-сыновей в связи с перенаселением группировки.

Что же является причиной того, что в одних условиях самцы выселяются, а в других продолжают жить мирно, без усиления агрессивности даже при очень высокой плотности населения? Наши наблюдения позволяют предположить, что главную роль в этом играет такой поведенческий механизм как частота контактов между отдельными членами поселения /и в первую очередь частота насо-назальных обнюхиваний/. Поддержание прямых контактов, по всей вероятности, является необходимым условием для нормальной жизнедеятельности данного вида. Машкин-Рогальска / Mackin-Rogalska , 1975/ отмечает, что у обыкновенной полёвки самцы и самки часто посещают друг друга.

В поселениях на полях в связи с большим пространственным расщеплением отдельных семейных групп число контактов между особями значительно ниже, чем в поселениях из буртов. Кроме того, в период полового созревания у молодых полёвок увеличивается подвижность, и они чаще и на более дальние расстояния отходят от своих нор. Это приводит, очевидно, к тому, что после возвращения молодые самцы воспринимаются самцом-основателем и другими членами группировки

как чужаки. Опыты по отсаживанию полёвок из садка, в котором обитает сложившаяся группировка /основатели: самец и самка, их 1-3 выводка/, и последующему возвращению их туда показывают, что вначале главный самец встречает их агрессивно, потом наблюдаются длительные обнюливания, после чего устанавливаются прежние отношения. Увеличение времени между отсаживанием и возвращением приводит к усилению агрессивности и в конечном счете назад их уже не принимают.

В буртах частота контактов между полёвками высокая, а подвижность и возможность кочевок ограничены. При этом агрессивность во взаимоотношениях полёвок либо совсем отсутствует, либо проявляется в незначительной степени. Кошкина /1974/ отмечает, что у обыкновенных и пашенных полёвок при высокой плотности населения в открытых местообитаниях агрессивность также не выражена. Возможно, что и в поселениях на полях при возрастании численности зверьков агрессивные отношения могут не развиваться в силу увеличения контактов.

Изучение двух типов естественных поселений обыкновенной полёвки показывает, что внешняя среда определённым образом модифицирует структуру их организации. Различия в пространственном расположении, по-видимому, определяют те изменения полового и возрастного состава, которые наблюдаются в поселениях на полях и в относительно замкнутых буртовых группировках. Особенности их структуры показаны на рисунке 4. В эволютической структуре поселений из буртов наиболее существенным является формирование отношений на основе распределения ролей между членами /Зоренко, 1978/, что выражается в различном их участии в размножении и во взаимоотношениях с чужаками, проникшими на территорию группы.

Как уже отмечалось, имеющиеся классификации популяционных систем не позволяют однозначно определять структуру популяции у обыкновенной полёвки. Экологические данные свидетельствуют о том, что у этого вида имеются индивидуальные участки, причем у самок они в значительной степени общены, а у самцов перекрываются /Карасева, 1955; Наумов,

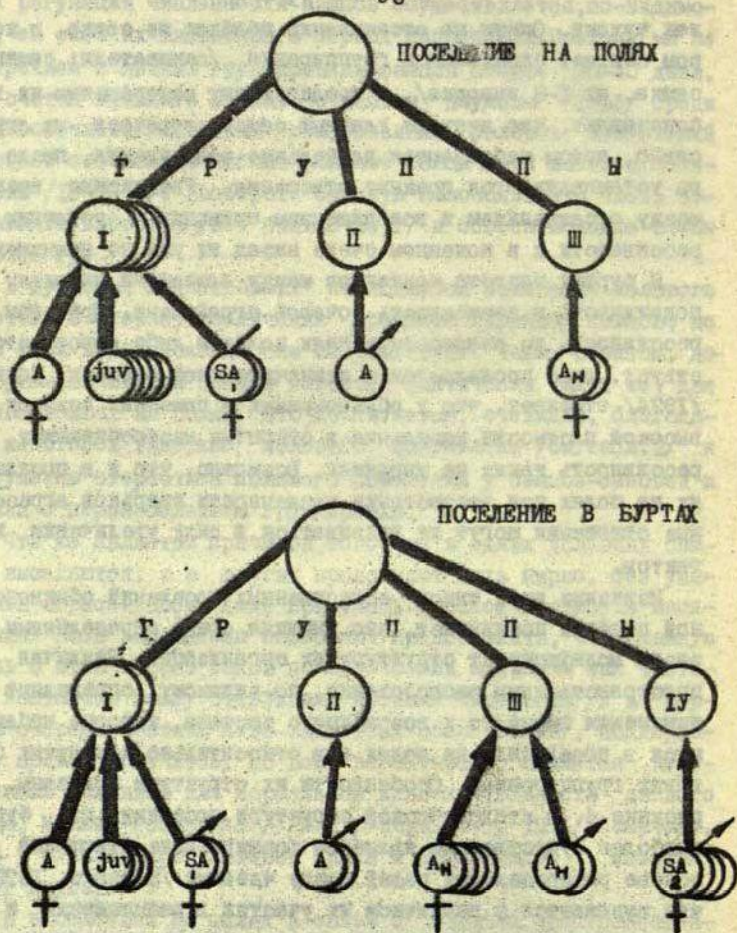


Рис. 4. Структура поселений обыкновенной полёвки

$A \sigma$ - размножающиеся самцы-основатели;

$A \phi$ - размножающиеся самки;

juv - новорожденные;

SA - молодые полёвки;

$A_{H\sigma}$ и $A_{H\phi}$ - неразмножающиеся взрослые самцы и самки

1966; Reichstein, 1960; Башенниа, 1962/. Но существование индивидуальных участков является лишь косвенным признаком территориальности. В отношении территориального поведения у обыкновенной полёвки делаются негативные выводы. Рейхштейн /Reichstein, 1960/ отрицает наличие территории и территориального поведения у самцов. Он считает, что все его наблюдения агрессивных столкновений между самцами говорят не о защите территории, а об изгнании одного из самцов из любого места, где произошла встреча. Обычно местом таких схваток являются ближайшие норы самок, т.е. по его мнению самцы защищают не определённую часть пространства, а своё право на спаривание с самкой. Этот автор высказывает сомнения и по поводу существования территориального поведения у самок, поскольку драки между ними никогда не отмечались. Франк /Frank, 1954/ при исследовании взаимоотношений полёвок в вольерах не смог выяснить, существуют ли у самок охраняемые индивидуальные территории. В отношении самок он указывает, что и сами самки и их потомство придерживаются четко ограниченных участков, пришельцев изгоняют, могут и убить, обычно это делает сильнейший из семьи.

На основании своих наблюдений и литературных данных мы попытались воссоздать картину организации сообщества у *Microtus arvalis*. Прежде всего следует допустить, что она базируется на групповом, а не одиночном образе жизни. У полёвок, по-видимому, наблюдается групповая территориальность, основанная на защите общей территории поселения. Каждая самка занимает определённый участок этой общей территории. Главный самец пользуется всей территорией, а не отдельной её частью. Именно поэтому самца можно обнаружить и в собственной норе, и в норе с самкой, и в норах молодых. Взрослый самец по сути дела передвигается по всей территории группировки, общаясь с каждым её членом. Молодые полёвки придерживаются участка самки-матери, при этом живут либо в её норе, либо отселяются в собственные норы. Таким образом, даже обособленные участки самки представляют собой семейное использование территории. Кроме того, молодые полёвки и неразмножившиеся самки, очевидно, передвигаются не только по своему участку, но и по другим частям терри-

тории поселения.

Защита индивидуального участка от членов своего поселения у обыкновенной полёвки не наблюдается. При встрече особой одной группировки имеет место только ознакомительные и дружелюбные контакты. Но полёвки легко отличают знакомых членов от чужаков и по отношению к последним проявляют довольно высокую агрессивность. При этом у самок более вероятно гнездовая территориальность, т.е. агрессивная реакция в наибольшей степени выражена возле гнезда. Для самцов характерна "перемешающаяся арена защиты" /по определению Fisher, 1969/, когда охраняется не территория вообще, а то место, где в данный момент находится самец. В таком виде выступает этологическая структура в естественных поселениях обыкновенной полёвки на полях.

В поселениях из буртов также наблюдается групповая территориальность. Внутри группировки преобладают дружелюбные и ознакомительные контакты, но каждый её член способен отличить знакомого особь от чужака. Защиту может осуществлять любой член поселения, но степень агрессивности реагирования на чужака зависит от положения, занимаемого каждой полёвкой. Так, она минимальна у молодых особей последних возрастных генераций и максимальна у взрослых размножающихся особей /основателей/. Кроме того, различные члены поселения принимают неодинаковое участие в размножении. По-видимому, можно предположить, что в результате усложнения возрастного и полового состава буртовых группировок между отдельными особями происходит распределение функций или, как уже отмечалось, "ролей". Но данный вывод требует дополнительного изучения, при этом большое значение могут иметь наблюдения модельных группировок обыкновенных полёвок.

Р Е З Ю М Е

Изучалась возрастная, половая и этологическая структура двух типов естественных поселений обыкновенной полёвки. Показано, что группировки в буртах существенно отличаются от поселений полёвок на полях. Анализ результатов работы позволил предположить, что выделенные группировки особей яв-

являются элементарными единицами популяции. Групповое поведение полёвок играет значительную роль в поддержании внутривидовых взаимоотношений.

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Адамчевска-Андржеевска К.А., Набагло Л. 1974. Некоторые механизмы изменений численности в популяции *Microtus arvalis* Pall. - В кн.: Первый международный конгресс по млекопитающим, М., ВИНТИ, т. I, 15-16.
- Башенниа Н.В. 1953. К вопросу об определении возраста обыкновенной полёвки *Microtus arvalis* Pall. - Зоол. ж., т. 32, № 5, 730-743.
- Башенниа Н.В. 1962. Экология обыкновенной полёвки. М., Наука, 307 с.
- Башенниа Н.В. 1975. Руководство по содержанию и разведению новых в лабораторной практике видов мелких грызунов. М., Изд-во МГУ, 164 с.
- Зоренко Т.А. 1975. Этологический анализ поведения обыкновенной полёвки *Microtus arvalis* Pall. - Зоол. журал, т. 12, Р., 7-28.
- Зоренко Т.А. 1978. Этологическая структура поселений обыкновенной полёвки *Microtus arvalis* Pall. - Тезисы 2-ой конференции молодых ученых. Вильнюс, II7 - II9.
- Иванкина Е.В. 1974. Некоторые аспекты внутривидовых отношений полёвки-экономки *Microtus oeconomus*. - Зоол. ж., т. 53, № 3, 445-448.
- Карасева Е.В. 1955. Мечение наземных млекопитающих в СССР. Бюл. МОИП, отд. биол., т. 60, № 5, 31-42.
- Кошкина Т.В. 1974. Популяционная регуляция численности у грызунов. Автореф. дис. на соиск. учен. степени д-ра биол. наук. Свердловск. 59 с.
- Наумов Н.П. 1956. Мечение млекопитающих и изучение их вну-

тривидовых связей.- Зоол.ж., т.35, №1, 3-15.

- Наумов Н.П. 1972. Этологическая структура популяций наземных позвоночных.- В кн.: Поведение животных. Экологические и эволюционные аспекты. М., Наука, 36-39.
- Наумов Н.П. 1976. Структурно-функциональные особенности популяции млекопитающих.- В кн.: Труды второго Всес. совещания по млекопитающим. М., Наука, 81-90.
- Никитина Н.А., Меркова М.А. 1963. Использование территории мышами и полёвками по данным мечения.- Бюлл. МОИП, отд.биол., т.68, №5, 15-21.
- Николаевский Л.А. 1918. Биологические наблюдения за *Microtus arvalis* Pall.- Вестник шанявцев, №1.
- Смирин В.М., Смирин Ю.М. 1974. Формы этологической структуры популяций у грызунов /Rodentia/.- В кн.: Первый международный конгресс по млекопитающим. ВИНТИ, т.2. М., 206.
- Флинт В.Е. 1977. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. М., Наука, 182 с.
- Fisler G.F. 1969. Mammalian organizational systems. - *Contribs Sci.Los Angeles*, v.167, 32 pp.
- Frank F. 1954. Beiträge zur Biologie der Feldmause *Microtus arvalis* (Pallas). Teil I: Gehegeversuche.- *Zool.Jahrb.*, Abt.3, Bd 82, N 3/4, 354-404.
- Krebs C. 1970. *Microtus* population biology: behavioral changes associated with the population cycle in *M. ochrogaster* and *M. pennsylvanicus*.- *Ecology*, v.51, N 1, 34-52.
- Mackin-Rogalska R. 1975. Attachment of the field-vole to its colony.- *Bull.Acad. pol. sci. Ser. sci.biol.*, v.23, N 12, 813-821.
- Reichstein H. 1960. Untersuchungen zum Aktionsraum und zum Revierverhalten der Feldmaus *Microtus arva-*

lis (Pall.) Markierungsversuche. - Z. Säugetierkunde, Bd 25, N 3-4, 150-169.

LAUKU STRUPASTES MICROTUS ARVALIS PALLAS
GRUPEJUMU STRUKTŪRA

T.Zorenko

LVU Zoologijas muzejs

K O P S A V I L K U M S

Laikā no 1973.līdz 1977. gadam pētīti divi lauku strupastes (*Microtus arvalis*) dabisko grupējumu tipi. Konstatētas specifiskas īpatnības, raksturīgas lauku strupastu vecuma, dzimuma un etoloģiskajai grupējumu struktūrai tīrumos un dārzeņu glabātuvēs. Apskatīta uzvedības loma vienas sugas īpatņu savstarpējo attiecību uzturēšanā. Autors secina, ka konstatētie *Microtus arvalis* grupējumi ir populācijas elementārās vienības.

THE STRUCTURE OF POPULATION GROUPS IN VOLES
MICROTUS ARVALIS PALLAS

T.Zorenko

Museum of Zoology of the
Latvian State University

S U M M A R Y

Two forms of natural groups of voles *Microtus arvalis* were studied in the period of 1973 - 1977. The analysis of the obtained data showed that the age, sexual and ethological structure of two studied groups (in the fields of cereals and vegetable pits) had their specific features. The role of social behaviour in the regulation of intra-specific relations was examined. The author arrived at the conclusion that the studied groups of voles were elemental units of the population.

СО Д Е Р Ж А Н И Е

Гомельяк В.Е. Дивергенция полового поведения на примере двух представителей рода <i>Pungitius Coste</i>	6
Беляев А.А. Сравнительный анализ полового и территориального поведения пяти видов тритонов рода <i>Triturus /Urodella, Salamandridae/</i>	29
Бауманно Я.А., Большаков К.В., Лапшин Н.В., Резвый С.П., Сазонов С.В., Яковлев В.В. Ночная миграция птиц в 6 пунктах "Беломоро-Балтийского пролётного пути" в сентябре 1975 года	50
Бауманно Я.А. Редкие виды птиц, отловленные в Папе в течение 10 лет /1966-1975/	74
Бауманно Я.А. Некоторые орнитофаунистические редкости на рыбоводных прудах Латвии	77
Зоренко Т.А. Структура поселений обыкновенной полевки <i>Microtus arvalis Pallas</i>	79

SATURS

G o m e ļ u k s V. Divu Pungitius gints stagaru sugu seksuālās uzvedības diverģence	6
B e ļ a j e v s A. Seksuālās un teritoriālās uzvedības salīdzinošā analīze 5 tritonu /Triturus/ sugām	29
B a u m a n i s J., B o ļ š a k o v s K., L a p š i n s N., R e z v i j s S., S a z o n o v s S., J a k o v ļ e v s V. Putnu nakts migrācija "Baltās - Baltijas jūras pārlidojumu ceļā" 6 punktos 1975. gada septembrī	50
B a u m a n i s J. Papē 10 gadu laikā /1966-1975/ noķertās retās putnu sugas	74
B a u m a n i s J. Daži ornitofaunistiski retumi Latvijas zivju dīķos	77
Z o r e n k o T. Lauku strupastes Microtus arvalis Pallas grupējumu struktūra	79

C O N T E N T S

G o m e l y u k V.E. Two Pungitius genus sticklebacks species mating behaviour divergence 6

B e l y a e v A.A. A comparative analysis of the sexual and territorial behaviour of 5 newts species of the genus Triturus /Urodella, Salamandridae/ 29

B a u m a n i s J., B o l s h a k o v K.V., L u p s h i n N.V., R e z v y S.P., S u z o n o v S.V., Y a k o v l e v V.V. Nocturnal migration of birds in six observation points of "White-Baltic sea migratory route" in september 1975. 50

B a u m a n i s J. Rear species of birds trapped in Pape during 10 years /1966-1975/ 74

B a u m a n i s J. Some ornithofaunistical rearities on the fish ponds of Latvia 77

Z o r e n k o T.A. The structure of population groups in vole *Microtus arvalis* Pallas 79

ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ И ПОВЕДЕНИЕ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ
ЛАТВИЙСКОЙ ССР

Межведомственный сборник научных трудов

Редактор Р.Довгополова
Технический редактор Т.Зоренко
Корректор Т.Зоренко

Подписано к печати 15. 02. 1979 г. ЛТ 12029 Ф/с 60x84/16.
Бумага М1. 6,8 физ. печ. л. 6,3 усл. печ. л. 5,0 уч.-изд. л.
Тираж 500 экз. Зак. № 301. Цена 50 р.

Латвийский государственный университет им. П.Стучки
Рига 226098, б. Райниса, 19
Отпечатано на ротатипе, Рига 226050, ул. Вейденбаума, 5
Латвийский государственный университет им. П.Стучки

8063 0

358

0.50

44 / 1080

50 k.

LATVIJAS UNIVERSITĀTES BIBLIOTĒKA



0508043483